590.745
61603
Smith
Pap. 50
45

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE

SMITHSONIAN INSTITUTION
269695
U. S. NATIONAL MUSEUM

## 22. BAND

MIT 20 TAFELN UND 182 ABBILDUNGEN IM TEXT

BERLIN
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN
1914—1921

590.745

# Inhalt des zweiundzwanzigsten Bandes.

## 1914

Seite

Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei *Bonellia*. Von F. Baltzer. (Mit 9 Textfiguren) 1

Beobachtungen über Bewegungen von Bacillariaceenkolonien und deren Abhängigkeit von äußeren Reizen. Von G. Funk. (Mit Tafel 1). . 45

Studio sulli larve atipiche (blastule permanenti) degli Echinoidi. (Analisi della limitata equipotenzialitá dell' uovo di Echinoide). Per T. Terni. (Con 6 figure nel testo e la Tavola 2) . . . . . 59

Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier. 1. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln der Acanthopterygier. Von P. A. Dietz. (Mit 45 Textfiguren) . . . . . 99

Zur Kenntnis der postlarvalen Entwicklung von *Zeus pungio* C. V. Von G. Stiasny. (Mit 1 Textfigur und Tafel 3) . . . . . 163

Abhängigkeit der Giftwirkung von der Stoffwechseleigenart und der Stoffwechselintensität der Zelle. Atoxyluntersuchungen an Seeigeleiern. Von J. Moldovan . . . . . 175

Vita latente per concentrazione dell'acqua (anabiosi osmotica) e biologia delle pozze di scogliera. Per R. Issel. (Con 3 figure nel testo e le Tavole 4 e 5) . . . . . 191

Studien über die Entwicklung des *Balanoglossus clavigerus* Delle Chiaje. 2. Darstellung der weiteren Entwicklung bis zur Metamorphose. Von G. Stiasny. (Mit 13 Textfiguren und Tafel 6—9) . . . . . 255

## 1915

A Description of three Acoela from the Gulf of Naples. By F. Peebles. (With 12 text-figures and plate 10.) . . . . . 291

Zur Kenntnis der Schizopodenfauna Neapels. Von C. Zimmer. (Mit 27 Textfiguren) . . . . . 313

## 1916

Seite

Hydrographische Untersuchungen des Golfes von Neapel im Sommer 1913. Ausgeführt und bearbeitet im Auftrage der Zoologischen Station zu Neapel. Von F. Wendicke. (Mit 15 Textfiguren und Tafel 11) . . 329

Zur Anatomie und Histologie der *Brisinga coronata* G. O. Sars unter besonderer Berücksichtigung der Luminiszenz der Brisingiden. Von K. A. Thust. (Mit 28 Textfiguren und Tafel 12—14) . . . . . 367

---

## 1921

Über die systematische Stellung der Gadidae. Zugleich Nr. 2 der »Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier«. Von P. A. Dietz. (Mit 14 Figuren im Text) . . . . . 433

Das Skelett von *Squilla mantis*. Von W. Giesbrecht. (Mit Tafel 15—20) 459

Über eine neue Pontoniide aus dem Golf von Neapel. Von H. Balß. (Mit 8 Textfiguren) . . . . . 523

Das System der dibranchiaten Cephalopoden und die mediterranen Arten derselben. Von A. Naef. (Mit 1 Textfigur) . . . . . 527

---

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

**22. Band, Nr. 1.**

**F. Baltzer,** Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. pag. 1—44.
9 Textfiguren.

Smithsonian Institution

BERLIN.
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1914.

*Ausgegeben den 30. Juli 1914.*

**Verlag R. FRIEDLÄNDER & SOHN in BERLIN N.W. 6, Karlstr. 11.**

# Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten

## bis zum Erwachen der sozialen Instinkte

geschildert von

**O. M. Reuter †**

Professor in Helsingfors

Vom Verfasser revidierte Übersetzung nach dem schwedischen Manuskript

besorgt von

**A. und M. Buch**

XVI und 448 Seiten in Lex.-8. mit 84 Abbildungen

**Preis brosch. 16 M., in Ganzleinen gebd. M. 17.20, in eleg. Halbfranz gebd. M. 18.50.**

Inhaltsübersicht:

Einleitung. 1. Kap. Tätigkeit und Ruhe. Lebensdauer. 2. Kap. Nahrungsinstinkt: Plastizität desselben. 3. Kap. Nahrungsinstinkt: Omnivore und herbivore Insekten. 4. Kap. Nahrungsinstinkt: Karnivore Insekten. 5. Kap. Nahrungsinstinkt: Parasitismus. 6. Kap. Nahrungsinstinkt: Kommensalismus, Mutualismus. 7. Kap. Die Kunst des Essens. Schutz gegen Mitkonsumenten. 8. Kap. Wanderinstinkte im Dienste der Nahrung. 9. Kap. Schutz gegen ungünstige Naturverhältnisse. Reinlichkeitsinstinkt. 10. Kap. Schutz gegen Feinde. Passive Schutzmittel. 11. Kap. Schutz gegen Feinde. Aktive Schutz- und Verteidigungsmittel. 12. Kap. Metamorphoseninstinkte. 13. Kap. Paarungsinstinkte. 14. Kap. Eierleginstinkte. 15. Kap. Bestimmung des Geschlechts beim Eierlegen. 16. Kap. Pflege der Eier und Larven. 17. Kap. Vorsorge für die Nahrung der Larven. 18. Kap. Nestbau der Raubwespen. 19. Kap. Nestbau der solitären Faltenwespen. 20. Kap. Nestbau der solitären Bienen. 21. Kap. Nahrungsversorgung der Nester bei den Raubwespen und solitären Bienen. 22. Kap. Einsammeln von Nektar und Blütenstaub bei Wespen und Bienen. 23. Kap. Schmarotzende Akuleaten. 24. Kap. Ausbrüten der Akuleaten. 25. Kap. Geselligkeit bei nicht sozialen Arten. 26. Kap. Aufdämmern der sozialen Instinkte.

Literaturverzeichnis (1465 Zitate) und genaues Sachregister (15 Seiten).

---

O. M. Reuter, der bekannte finnische Gelehrte und Entomologe, hat es unternommen, ein vollständiges Bild dessen zu geben, war wir gegenwärtig über die Lebensgewohnheiten der Insekten und ihre Entwicklungsgeschichte wissen, und zu diesem Zwecke die in zahllosen Werken und Zeitschriften aller Kultursprachen enthaltenen Beobachtungen gesammelt und sie in leicht verständlicher Form in einem Buche niedergelegt, daß dem Leser von selbst die Entwicklung der komplizierten Instinkte aus den einfachen einleuchten muß.

Dem zoologischen Fachmann und allen, die Interesse für das Seelenleben und die Lebensgewohnheiten der Insekten haben, wird das Buch sehr wertvoll sein, und auch wegen seiner Fülle der außerordentlich fesselnden Einzeltatsachen alle gebildeten Leser des großen Publikums gewinnen.

# Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia[1].

Von
**F. Baltzer.**
(Aus der Zoologischen Station zu Neapel und dem Zoologischen Institut zu Würzburg.)

Mit 9 Figuren im Text.

## Inhalt.

| | Seite |
|---|---|
| Einleitung | 1 |
| I. Über die normale Entwicklung von Weibchen und Männchen | 2 |
| A. Entwicklung des Weibchens | 3 |
| B. Entwicklung des Männchens | 5 |
| II. Parasitische Beziehungen zwischen der männlichen Larve und dem ausgewachsenen Weibchen. (Versuche mit Vitalfärbung) | 7 |
| III. Die Versuche über Geschlechtsbestimmung | 10 |
| A. Versuche zur Erzeugung von Männchen (Serie A.) | 11 |
| B. Versuche zur Erzeugung von Weibchen (Serie B.) | 12 |
| IV. Versuche zur Erzeugung von Zwittern (Serie C.) | 15 |
| V. Die Organisation der Zwitter | 17 |
| VI. Tatsachen zum Beweise der Homologie von Oesophagus beim Weibchen und Samenschlauch beim Männchen | 25 |
| VII. Theoretische Deutung der Resultate | 28 |
| A. Die Geschlechtsbestimmung. Allgemeines | 28 |
| B. Spezielle Analyse der Wirkung des Parasitismus | 33 |
| C. Über den epigenetischen Charakter der Geschlechtsbestimmung bei *Bonellia* | 34 |
| D. Über die Bestimmung der sekundären Geschlechtsmerkmale | 36 |
| E. Biologische Bedeutung des besonderen Modus der Geschlechtsbestimmung für die Vermehrungsmöglichkeit der *Bonellia* | 38 |
| F. Bedeutung der Resultate für die Morphologie und die Phylogenie des Geschlechtsdimorphismus | 40 |
| VIII. Zusammenfassung | 43 |

## Einleitung.

Die Gattung *Bonellia* bietet für verschiedene Fragen der Geschlechtsbestimmung aus mehreren Gründen ein besonderes Interesse. Ein außer-

[1] Eine weitere Darstellung mit zahlreichen Belegen durch Abbildungen wird in der binnen Jahresfrist abgeschlossenen Monographie der Echiuriden der »Fauna und Flora des Golfes von Neapel« erscheinen.

ordentlich starker Dimorphismus beider Geschlechter macht das Tier geeignet zu Studien über die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere. Manche Organe sind bei ♂ und ♀ verschieden entwickelt. Eine Reihe von Charakteren sind im ♀ ausgebildet, fehlen aber dem ♂. Anderseits bildet auch das ♂ specifische Organe aus. Es ist die Frage, in welchem Maß eine Abhängigkeit all dieser Merkmale, die zusammen den Dimorphismus zwischen beiden Geschlechtern ausmachen, und die man alle als sekundäre Geschlechtscharaktere bezeichnen kann, vom Geschlecht selbst besteht.

Bekanntlich bleibt das ♂ ein kleines Nematoden-ähnliches Würmchen von einigen Millimeter Länge, welches sein Leben im Uterus erwachsener, großer Weibchen verbringt. Dabei finden sich in jedem Uterus durchschnittlich mehrere bis zahlreiche Männchen. So war zu vermuten, daß das Zahlenverhältnis der Individuen beider Geschlechter vom gewöhnlichen abweiche. Es mußten beträchtlich mehr ♂♂ als ♀♀ vorhanden sein. Diese Vermutung wurde weiter durch die Erfahrung bestätigt, daß der Prozentsatz der sich entwickelnden Weibchen zu verschiedenen Malen, als ich Eimaterial zur Zucht von Embryonen verwendete, sehr verschieden ausfiel.

Anderseits ist *Bonellia* deshalb für Versuche über Geschlechtsbestimmung besonders günstig, weil ♀ und ♂ schon nach wenigen Tagen der Entwicklung sich verschieden differenzieren. Der Beobachter hat hier nicht lange darauf zu warten, bis er erfährt, welchen Geschlechtes seine Versuchstiere sind. Dieser Vorzug, schnell die Resultate der Experimente zu erhalten, wird allerdings stark beeinträchtigt durch die Spärlichkeit, mit der die Tiere, auch bei der günstigeren Species *Bonellia viridis*, Nachkommen liefern. Die Zahl der Eier bei jeder Ablage ist wohl recht groß, aber die Eiablagen sind selten.

Den eigentlichen Ausgangspunkt für die Untersuchung bildete die Frage, in welcher Weise die am Rüssel alter ♀♀ sich entwickelnden männlichen Larmen von ihrer Unterlage, dem Rüssel abhängig sind. Die dabei gemachten Beobachtungen deuteten auf einen Einfluß der parasitischen Lebensweise der männlichen Larve auf die Bestimmung des Geschlechts hin.

## I. Über die normale Entwicklung von Weibchen und Männchen.

Die Experimente wurden alle an *Bonellia viridis* angestellt.

Bevor ich auf sie eingehe, sei die normale Entwicklung der Larve zu Männchen oder Weibchen bei dieser Species geschildert. Wir gehen dabei aus von der geschlechtlich noch nicht nachweisbar differenzierten

Larve. Die vor diesem Stadium liegende Entwicklung interessiert uns hier nicht.

Das indifferente Ausgangsstadium ist die aus den Eihüllen ausschwärmende Larve von der Gestalt eines länglichen Fäßchens, mit zwei Wimperkränzen, zwei Pigmentflecken (»Augen«) und grünem Pigment, wie sie SPENGEL (1879)[1] beschrieben hat. Für die genauere Kenntnis dieser Larve sei auf seine und weiter auf meine vorläufige Mitteilung (1912) verwiesen.

## A. Entwicklung des Weibchens.

Man vergleiche für die folgenden Angaben Textfig. 1, die etwas schematisiert die Organisation eines eben differenzierten weiblichen Tieres darstellt. Es sind alle hier erwähnten Organe eingezeichnet, auch wenn sie zeitlich nacheinander auftreten.

Die Wimperkränze der indifferenten Larve werden, wenn die Differenzierung zum ♀ beginnt, rückgebildet; der vor dem vorderen Wimperkranz liegende Teil des Körpers verlängert sich und liefert den Rüssel. Der hinter diesem Kranz liegende Teil des Körpers bläht sich stark auf: es bildet sich ein geräumiges Cölom (*coe*) aus, in dem durch charakteristische Kontraktion des Hautmuskelschlauches der Inhalt, Flüssigkeit mit zahlreichen Körperchen, hin- und hergetrieben wird. Der Darm (*d*) war in der indifferenten Larve lediglich ein Zellkomplex ohne Öffnung nach außen. Er enthält in seinen Lumen das fettartige Dottermaterial in Form

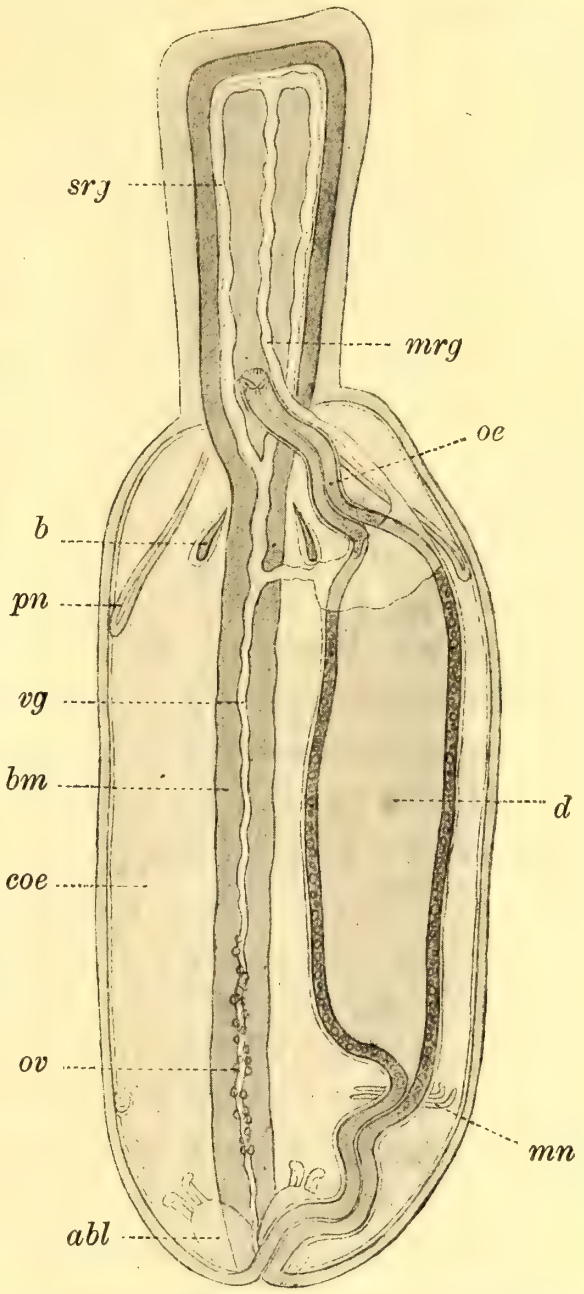



Fig. 1. Junges aus dem Ei gezüchtetes Weibchen, kurz nach der Metamorphose (etwas schematisiert). Vergr. ca. 70/1. *abl* = Analblasen, *b* = Borsten, *bm* = Bauchmark, *coe* = Coelom, *d* = Mitteldarm, *mn* = Metanephridien, *mrg* = mittleres Rüsselgefäß, *oe* = Oesophagus, *ov* = Ovar, *pn* = Protonephridien, *srg* = seitliches Rüsselgefäß, *vg* = ventrales Blutgefäß.
Nach dem lebenden und dem konservierten Objekt kombiniert.

[1] Mitt. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. 1.

mehrerer großer Tropfen. Jetzt entsteht vorn auf der Bauchseite eine mediane Ectodermeinstülpung. Sie liegt im Bereich des früheren, vorderen Wimperkranzes, dessen Lage man auch jetzt noch, obgleich die Wimpern verschwunden sind, feststellen kann, da seine Zellen pigmentlos sind und einen hellen Reifen in der grün pigmentierten, übrigen Körperfläche bilden. Das Lumen dieser säckchenförmigen Einstülpung, des Oesophagus (*oes*), tritt im weiteren Verlauf der Entwicklung mit dem Lumen des Mitteldarms in Verbindung. In ähnlicher Weise bilden sich der Enddarm und der After; letzterer liegt am Hinterende, im Centrum der durch den hintern Wimperkranz abgegrenzten Kalotte. In seiner nächsten Umgebung entwickeln sich zwei blasenförmige in das Coelom ragende und mit ihm durch je einen großen Trichter in Verbindung stehende Gebilde: die Analblasen (*abl.*). Sie münden in die Afteröffnung. — Das Nervensystem erfährt während dieser Vorgänge auch seinerseits eine weitere Differenzierung. Es entwickelt sich ein typisches Bauchmark (*bm*), aus zwei parallelen, breiten Strängen gebildet. Dieselben weichen am Vorderende, hinter dem Munde auseinander und bilden die beiden Bogen der Schlundkommissur. Diese umfaßt nicht nur den Oesophagus, sondern verläuft in weiter Schlinge dem Rand des ganzen Rüssels entlang. Der Schlundring wird also um so größer, je weiter der Rüssel auswächst. — Hinter der Kommissur liegen endlich noch die beiden für die Echiuriden charakteristischen Borsten (*b*). Das Ovar (*ov*) findet sich in diesem Stadium in der hinteren Körperhälfte als eine Reihe unbedeutender Zellhäufchen an dem längs dem Bauchmark verlaufenden, ventralen Blutgefäß (*vg*). Der sogenannte Uterus ist noch nicht entwickelt.

Als vorübergehende Gebilde müssen noch erwähnt werden: 1. die Protonephridien (*pn*): kleine blindgeschlossene Säckchen, welche nahe dem vorderen Wimperkranz oder dem ihm entsprechenden pigmentlosen Reifen nach außen münden. Nebenbei sei bemerkt, daß sich an diesen Protonephridien Solenocyten nachweisen ließen. 2. Die Metanephridien (*mn*), zwei kleine, nach dem Cölom hin mit einer Öffnung versehene, flimmernde Schläuche. Sie liegen im hintern Teil des Körpers, jedoch vor dem hintern Wimperkranz.

Nach der Folge ihres Auftretens geordnet ergibt sich für diese verschiedenen Bildungen folgende Reihe:

1. Rückbildung der Wimperkränze. 2. Beginn der Einstülpung des Oesophagus, Ausbildung der Protonephridien. 3. Anlage der Borsten, des Afters, etwas später der Analblasen, ferner: Anlage der Metanephridien, Vergrößerung des Cöloms. Differenzierung des Bauchmarks.

Anlage des Ovars. — Naturgemäß sind diese Perioden, die im ganzen nur über wenige Tage reichen, nicht streng voneinander zu trennen. Sie seien hier nur aus Zweckmäßigkeitsgründen wegen späterer Erörterungen angeführt.

## B. Entwicklung des Männchens.

Man vergleiche Textfig. 2. Von der geschilderten Entwicklung des Weibchens weicht diejenige des Männchens in hohem Maße ab. Wir wählen zur Beschreibung den normalen Fall: die Entwicklung zum ♂ setzt ein, wenn sich die indifferente schwärmende Larve am Rüssel eines alten ♀ angesetzt hat. Innerhalb eines Tages bilden sich die larvalen Wimperkränze und die Pigmentflecke (Augen) zurück. Während es nun beim Weibchen zu einer Verlängerung des Vorderendes kommt, setzt hier eine Verkürzung ein. Gleichzeitig verliert das Vorderende sein grünes Pigment; desgleichen die Bauchfläche, soweit sie der Unterlage, dem Rüssel des alten ♀ aufliegt. Wahrscheinlich wird das Pigment in das Innere des Larvenkörpers resorbiert, ebenso das Pigment der Augen. Dagegen bleibt es, wenigstens noch in dieser Entwicklungsperiode, an der Dorsalseite erhalten. Ein Oesophagus und ein After werden nicht gebildet. Der Mitteldarm (*d*) bleibt während der ganzen Lebensdauer ein nach außen geschlossener, in seinem Innern jene oben erwähnten Fettropfen enthaltender Sack. Wohl aber bildet sich am Vorderende der Larve eine ectodermale Einstülpung aus, ein Säckchen, welches

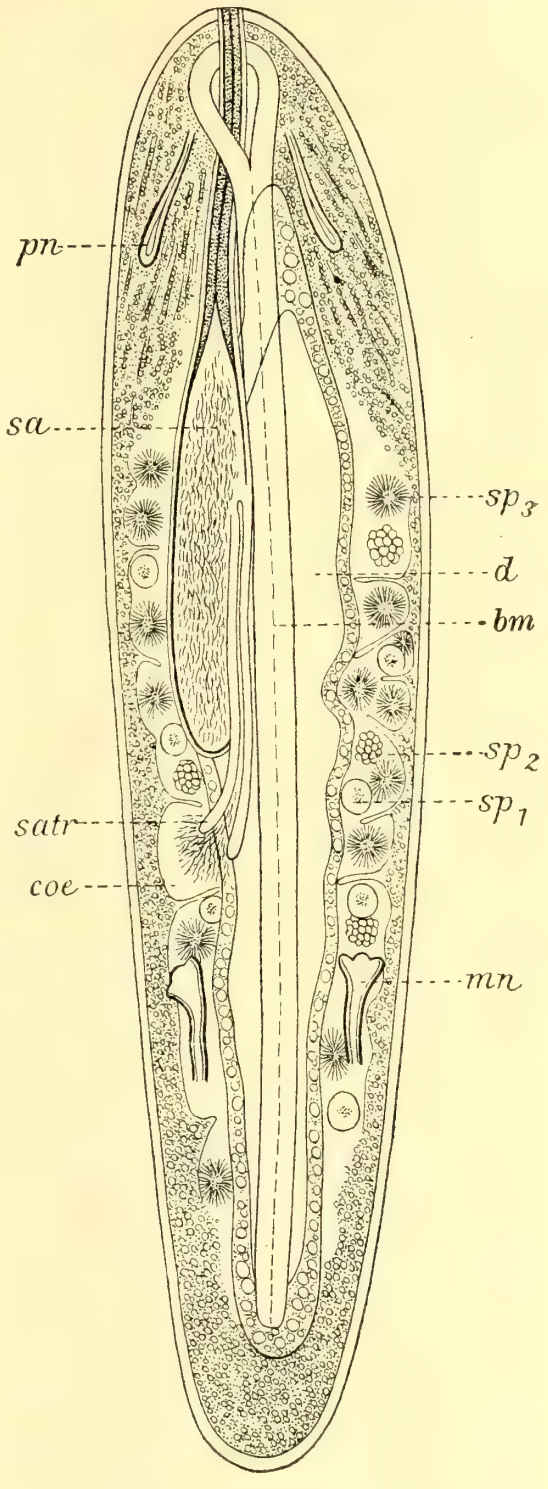



Fig. 2. Männchen, aus dem Ei gezüchtet, nach Metamorphose, geschlechtsreif (etwas schematisiert). Vergr. ca. 80/1.

*bm* = Bauchmark, *coe* = Coelom, *d* = Darm, *mn* = Metanephridien, *pn* = Protonephridien, *sa* = Samenschlauch, *satr* = Trichter des Samenschlauchs, $sp_1$-$sp_3$ = Stadien der Spermatogenese. Nach dem lebenden Objekt gezeichnet.

in seiner Ausbildung, sowie nach seiner Lage — es tritt durch den Schlundring — dem Oesophagus des Weibchens homolog sein muß. Es ist die Anlage des Samenschlauches (*sa*), eines nur dem ♂ eigentümlichen und besonders charakteristischen Organs. Man kann auch nachweisen, daß die Stelle, von der aus die Einstülpung erfolgt, der Stelle des vorderen Wimperkranzes entspricht, wo beim ♀ der Oesophagus gebildet wird. Nur infolge der Verkürzung des ganzen Vorderendes, sowie gewisser Verschiebungen auf der Bauchseite liegt die Einstülpungsstelle des Samenschlauches beim erwachsenen ♂ am Vorderende und nicht, wie die Bildungsstätte des Oesophagus, auf der Bauchseite des Tieres. An der sackförmigen Anlage des Samenschlauches entsteht seitlich ein großer Trichter (*satr*); er ist, im Gegensatz zu dem ectodermalen Sack, rein mesodermaler Herkunft. Damit erreicht der Samenschlauch seinen typischen Bau, wie er von mir (1912)[1] geschildert worden ist. Gleichzeitig bilden sich auch die Protonephridien (*pn*) und etwas später die Metanephridien (*mn*) aus.

Bis zu diesem Stadium geht die Entwicklung während der Periode des Festsitzens der Larve vor sich. Das Tier wird nun wieder frei, kriecht an dem Rüssel, an dem es festsaß, hin und in den Pharynx der alten *Bonellia* hinein. Während dieser Zeit vergrößert sich der Samenschlauch, ohne sich aber in seinen Bau noch abzuändern. Er füllt sich vermittelst des Trichters mit Spermien. Die Spermatogenese ($sp_1$—$sp_3$) hat schon kurz nach dem Anheften der Larve an den Rüssel eingesetzt. Es lösen sich in den Flanken des Tieres Zellgruppen von der Wandung des Cöloms (*coe*) los. Sie flottieren frei in der übrigens nur unbedeutenden Leibeshöhle; aus ihnen gehen die Spermatocyten hervor, diese liefern die Spermien. Die einzelnen Elemente bleiben miteinander in Verbindung: den ursprünglichen Zellgruppen entsprechen in der Folge umfangreiche Spermienbündel ($sp_3$), die im Cölom hin- und hergeschoben werden. Besonders hervorheben möchte ich, daß in den beiden Geschlechtern die Spermatogonien oder die Oogonien an verschiedenen sich nicht entsprechenden Stellen der Cölomwandung gebildet werden: die Eier immer nur am hintern Teil des ventralen Blutgefäßes, die Spermien aber an den Flanken der Cölomwandung.

Von den übrigen Organen des Männchens ist für die hier zu behandelnden Fragen nicht viel zu sagen. Das Bauchmark (*bm*) erreicht nicht die für das ♀ beschriebene Ausbildung. Ein Schlundring ist vorhanden. Er bleibt aber eng, entsprechend den geringen Dimensionen der vorderen

[1] Baltzer, F., Über die Entwicklungsgeschichte von *Bonellia*, in: Verh. D. Z. Ges. 22. Vers. 1912.

Körperpartie des ♂. Die für das ♀ typischen Borsten hinter dem Schlundring werden vom Männchen niemals angelegt; ebensowenig die beim ♀ hochentwickelten Analblasen. Die Protonephridien (*pn*) haben ähnliche Ausbildung wie beim Weibchen. Die Metanephridien (*mn*) desgleichen; während sie jedoch beim Weibchen nach kurzem Bestehen wieder verkümmern, erhalten sich wenigstens die Metanephridien beim Männchen dauernd. Dies hängt wohl damit zusammen, daß Analblasen, welche die exkretorische Funktion übernehmen könnten, beim Männchen nicht entwickelt werden. Es sei auch beim Männchen, wie beim Weibchen, der zeitliche Verlauf der Entwicklung kurz dargelegt.

1. Tag (nach dem Festsetzen am Rüssel eines alten Weibchens). Die Wimperkränze gehen verloren, teilweise auch das Pigment.

2. Tag. Völliger Verlust des Pigments auf der Bauchseite und dem Vorderende. Während der ersten 2 Tage Verkürzung des Vorderendes.

3. Tag. In einzelnen Fällen kann schon die Anlage des Samenschlauches festgestellt werden.

4. oder 5. Tag. Die Larve löst sich wieder ab. Am Samenschlauch bildet sich der Trichter aus.

Ungefähr am 3. Tag werden die Protonephridien und etwas später die Metanephridien sichtbar. Am 2. oder 3. Tag beginnt auch die Spermatogenese.

Auch hier ist zu betonen, daß diese Entwicklungszeiten nicht genau abgegrenzt werden können.

## II. Über parasitische Beziehungen zwischen der männlichen Larve und dem ausgewachsenen Weibchen. (Versuche mit Vitalfärbung.)

Vor allem ist hervorzuheben, daß eine Entwicklung zum Männchen fast ausnahmslos nur dann eintritt, wenn die indifferente Larve Gelegenheit hat, sich am Rüssel eines alten Weibchens festzusetzen. Untersuchung von Schnitten, ferner auch das lebende Objekt zeigen, daß keine Verbindung der Larve mit der Unterlage durch besondere Organe besteht. Die Epidermis sowohl der Larve, wie auch der Stelle des Rüssels, wo die Larve sitzt, bleibt intakt. Jedoch ist es trotzdem denkbar, daß es zwischen den eng aneinander liegenden Epithelien zu einem Übergang gelöster Stoffe kommt, der seiner Natur nach, wenn es sich um farblose gelöste Substanzen handelt, allerdings der mikroskopischen Beobachtung nicht zugänglich wäre. Ja, die Versuche über Geschlechtsbestimmung, denen vorliegende Arbeit gewidmet ist, machen eine solche Substanzaufnahme höchst wahrscheinlich. Daß nun wirklich irgendwelche Sub-

stanzen des Rüssels von der Larve aufgenommen werden, suchte ich durch Experimente mit Vitalfärbungen nachzuweisen. Das Resultat dieser Versuche sei hier summarisch angeführt: es wurden größere Rüsselstücke auf etwa 12 Stunden in eine intensiv blaue Lösung von Methylenblau in Seewasser gelegt. Die Stücke nehmen während dieser Zeit reichliche Mengen von Methylenblau in die Epidermis auf; in ihrer Lebensfähigkeit werden sie nicht beeinträchtigt. Sie bleiben, wenn es sich um gesunde, frisch abgeschnittene Stücke handelt, wochenlang am Leben. Aus dem Methylenblau wurden sie für $^1/_2$—$^1/_4$ Tag in circulierendes Seewasser gebracht. Wie die mikroskopische Kontrolle zeigte, ist dann außen an der Oberfläche des Rüssels kein Farbstoff mehr zu finden. Er steckt nur in den Zellen der Epidermis selbst oder der unter ihr liegenden Gewebe, und zwar — dies sei betont — ist er nicht im Zellsaft gelöst, sondern in größeren oder kleineren Kugeln in der sonst farblosen Zelle zu finden. Nach dem Wässern wurden die Rüsselstücke in eine Schale übertragen und indifferente Larven beigegeben. Eine Anzahl setzte an, die einen schon am gleichen, andre erst am folgenden Tag. In den nächsten Tagen wurden sowohl die festsitzenden als auch die in der Schale noch frei schwärmenden Larven untersucht.

Die festsitzenden Individuen enthielten Methylenblau als zahlreiche feine Tröpfchen in der Epidermis, als größere Tropfen oder Granula zuweilen auch in den Protonephridien. Auch das grüne Pigment hatte einen Stich ins Blaugrüne bekommen. Die Aufnahme des Farbstoffes in die Larvenepidermis und die Umfärbung des grünen Pigments erstreckt sich jedoch nur auf die Bauchfläche, mit der das Tier am Rüssel festsitzt. Die Zellen der Rückenfläche enthalten kein Methylenblau. Nach dem Fortschreiten der Entwicklung (Rückbildung der Wimperkränze und der Augen, Verkürzung des Vorderendes) läßt sich bestimmen, daß die dermaßen gefärbten Larven $^1/_2$—2 Tage festgesessen haben. Je länger die Larven sitzen, desto reicher wird die Blaufärbung. Sie geht auf die Zellen im Cölom über: die Larven sehen dann auch im Innern ziemlich blau aus. Ähnliche Versuche wurden mit gleichem, positivem Erfolg mit Bismarckbraun durchgeführt.

Es ist wohl zu vermuten, daß wir in diesen Farbstoffversuchen ein Indizium dafür haben, daß von der Larve nicht nur der Farbstoff, sondern überhaupt Stoffe aus dem Rüssel bezogen werden. Immerhin lassen sich mehrere Einwände geltend machen. Einerseits könnte das Experiment selbst anders gedeutet werden, anderseits muß diskutiert werden, mit welchem Recht man aus der Farbstoffaufnahme auf Substanzaufnahme überhaupt schließen kann.

Man könnte den Einwand erheben, daß die Aufnahme des Farbstoffs nicht direkt aus der Rüsselunterlage geschah, sondern, daß der Rüssel Methylenblau an das Wasser abgegeben hatte, aus dem es die Larven aufgenommen haben. Dagegen spricht schon die Tatsache, daß gerade die Dorsalseite der Larven nicht gefärbt ist, obschon sie von dem Wasser umspült wird, während die dem Wasser weniger zugängliche, weil der Rüsselunterlage angeschmiegte Bauchseite, Methylenblau enthält. Außerdem wird der Einwand dadurch widerlegt, daß die freigebliebenen Larven im gleichen Wasser ungefärbt bleiben. — Ferner ist der Einwand möglich, daß der Rüssel eine feine Schleimschicht absondert, die das Methylenblau aufnimmt und an die Larven abgibt. Eine solche Schleimschicht konnte ich, obgleich ich viel Mühe darauf verwandt habe, niemals feststellen.

Danach kann man wohl sagen, daß es sich um eine direkte Aufnahme des Farbstoffs aus dem Rüsselepithel durch das Larvenepithel handelt. Die Frage ist nun weiter, in welchem Grad dadurch eine Aufnahme von Substanz durch das Larvenepithel überhaupt bewiesen ist.

Einerseits wäre es möglich, daß die Affinität der Zellen des Larvenepithels für das Methylenblau größer ist, als diejenige des Rüsselepithels. In diesem Fall würde den Zellen des Rüssels nur das Methylenblau, nicht aber andre Stoffe entzogen. Wohl zweifellos muß jedoch die Affinität der Rüsselzellen für Methylenblau als größer angenommen werden, was sich schon daraus ergibt, daß die Färbung des Larvenepithels relativ stets viel geringer ist als die Färbung des Rüsselepithels. Der Verlust an Methylenblau, den das Rüsselepithel durch die Larve erleidet, kann mikroskopisch nicht einmal nachgewiesen werden. Schließlich wäre eine letzte Auffassung die, daß der Rüssel immerhin ganz geringe Farbstoffquantitäten an das Wasser abgibt, und daß ein Übergang des Farbstoffs deshalb denkbar wäre, weil die Wasserschicht zwischen Larve und Rüsselunterlage außerordentlich dünn ist. Aber auch hier würden dann, wenn man mitberücksichtigt, daß der Farbstoff nicht im Zellsaft gelöst erscheint, sondern in Tropfen- oder Kugelform in den Zellen auftritt, höchstwahrscheinlich auch andre Substanzen als nur der Farbstoff in die Larve übertreten.

Wenn wir aus den gegebenen Erörterungen vorsichtig ein Ergebnis ziehen wollen, so können wir sagen: mit Sicherheit zeigen die Versuche mit Vitalfarbstoffen, daß der Übertritt von Substanzen aus dem Rüssel in die festsitzende Larve möglich ist. Daß er wirklich stattfindet, ist jedoch durch die Färbungen nur, wenn auch in recht hohem Grade, wahr-

scheinlich gemacht. Es werden sich für diese Ansicht aus den Versuchen über Geschlechtsbestimmung selbst weitere Argumente ergeben.

Danach handelt es sich, wenn wir uns an diese Anschauung halten — und dies wird in den folgenden Kapiteln geschehen — bei den männlichen Larven während des Festsitzens um eine Art Parasitismus. Allerdings nicht in dem Sinn, daß die Larve Nahrungsstoffe aus der Unterlage bezieht; die Larve besitzt in den obengenannten Öltropfen selbst Nährmaterial, mit dem sie sogar monatelang, wie die Versuche zeigen, lebensfähig bleibt, auch wenn sie keinen Parasitismus ausüben kann. Vielmehr wird es sich um Stoffe handeln, welche gerade mit der Geschlechtsbestimmung in Beziehung stehen. Es wird davon in späteren Kapiteln die Rede sein.

### III. Die Versuche über die Bestimmung des Geschlechts.

Bevor ich die Versuche über die Geschlechtsbestimmung beschreibe (die vollständigen Angaben werden in der Monographie Platz finden), dürfte es zweckmäßig sein, die Resultate in einigen kurzen Sätzen zu charakterisieren, da es sich dabei um vom Gewöhnlichen stark abweichende Verhältnisse handelt.

1. Das wesentliche geschlechtsbestimmende Moment liegt in dem eben geschilderten, in der Folge als parasitisch bezeichneten Festsitzen der indifferenten Larven. Die aus den Eiern hervorgehenden Embryonen sind alle zur Entwicklung in Männchen bestimmt. Eine Tendenz zu weiblicher Entwicklung wird wohl vorhanden sein, tritt aber gegenüber der männlichen Tendenz zurück.

2. Die Entwicklung zum Männchen ist aber mit geringen Ausnahmen nur dann möglich, wenn der indifferenten Larve die Möglichkeit gegeben wird, sich an den Rüssel eines alten Weibchens festzusetzen und eine Periode parasitischer Entwicklung durchzumachen. Trifft diese Bedingung zu, so werden alle Larven zu Männchen (Versuchsserie A). Fehlt sie, so wird vorerst die Weiterentwicklung sistiert: die Larven bleiben auf dem indifferenten Stadium stehen. Allmählich bilden sich dann mit sehr wenigen Ausnahmen die stehengebliebenen, indifferenten Larven zu Weibchen aus (Versuchsserie B). Man muß also annehmen, daß in dieser Periode die Tendenz zu weiblicher Entwicklung zunimmt.

3. Leitet man endlich die Entwicklung der Larven zu Männchen ein, indem man sie an alten Weibchen sich festsetzen läßt, unterbricht jedoch diese parasitische Entwicklung, so entstehen Zwitter, die in ihrem Habitus bald mehr weibliche, bald mehr männliche Aus-

bildung zeigen, ungefähr je nach der Dauer der parasitischen Periode (Versuchsserie C).

### A. Versuche zur Erzeugung von Männchen (Serie A).

Von einem Eimaterial, das am 5. VII. 1913 gefunden wurde und von einem einzigen ♀ stammte, wurden Portionen von je 100 Eiern isoliert. Zwei dieser Portionen wurden derart weitergezüchtet, daß den indifferenten Larven täglich mehrere alte Bonellien in die Zuchtschale beigegeben wurden. Nach und nach setzten sich fast alle Larven an. Es zeigte sich dabei, daß sie recht launisch sind. Niemals wählen alle das gleiche alte Weibchen, ein Umstand, der die Kultivierung sehr erschwert.

Ich beschreibe den Versuch etwas eingehender. Aus den 100 Eiern schlüpften 88 Larven aus. Der Rest der Eier war entweder nicht befruchtet oder lieferte mißbildete, indifferente Larven.

Zum Versuch wurden 87 Larven verwendet. Es setzten an:

| | | | |
|---|---|---|---|
| an einigen Rüsselstücken am | 9. VII. | 15 | Larven |
| an zwei weitern Weibchen am | 10. VII. | 36 | » |
| an zwei weitern Weibchen am | 10. VII. | 2 | » |
| an ein weiteres Weibchen am | 11. VII. | 9 | » |
| an zwei weitere Weibchen am | 12. u. 13. VII. | 4 | » |
| an ein weiteres Weibchen am | 14. VII. | 4 | » |
| | total | 70 | Larven |

Während des Versuches gingen 14 Larven verloren. Von ihnen ist also unbekannt, ob sie Männchen oder Weibchen geliefert hätten. Drei Larven wollten sich nicht ansetzen. Sie wurden noch lange Zeit beobachtet, entwickelten sich aber nicht weiter, sondern blieben indifferent. Es ist somit zu betonen, daß keine einzige der Larven ein Weibchen geliefert hat, was um so mehr ins Gewicht fällt, als in andern Kulturen schon am 11. VII. Weibchen auftraten. Man kann nun die Rechnung zugunsten der ♂♂ oder der ♀♀ führen. Rechnen wir zugunsten des Prozentsatzes an ♂♂ die verlorenen Larven ab, so sind von 73 Larven 70 Männchen geworden. Die übrigen 3 blieben indifferent. Da man wohl annehmen kann, daß auch sie sich noch angesetzt und zu Männchen entwickelt hätten, wenn man ihnen ein passendes Wirtstier gegeben hätte, so wären in diesem Versuch alle vorhandenen Larven, 100%, zu Männchen geworden. Führen wir aber die Rechnung zu ungunsten des Prozentsatzes an ♂♂ d. h. buchen wir die 14 verlorenen Larven samt und sonders als ♀♀ — was sicherlich nicht zutreffen kann — so kommen immer noch auf 84 Larven 70 Männchen = 83%.

Ein ganz analoges Resultat gab die Parallelzucht vom gleichen Eimaterial. Auch hier traten keine Weibchen auf. Der Prozentsatz an Männchen ist auch hier bei günstiger Rechnung 100%, bei ungünstiger immer noch 85%.

In gleichem Sinne sprechen weiter die Resultate von Versuchen mit einem andern früheren Eimaterial von einer andern Mutter, die zwar nicht im Hinblick auf die hier erörterte Frage angestellt waren, sich aber noch dafür verwenden lassen. Sie sind uns deshalb von Wert, weil sie zeigen, daß die geschilderten Resultate nicht etwa nur für das eine Eimaterial, sondern für *Bonellia viridis* überhaupt Geltung haben. Das Ergebnis ist also:

Die Larven von *Bonellia viridis* entwickeln sich alle zu Männchen, wenn ihnen genügend Gelegenheit zu der für die Männchen notwendigen parasitischen Entwicklung gegeben wird.

Daß die einmal angesetzten Larven nachträglich wieder abfallen, hinterdrein also zu ♀♀ werden, ist so gut wie ausgeschlossen. Sie haften schon nach dem ersten Tag so fest, daß sie nur mit Hilfe starker, andauernder Strömungen einer besonders kräftigen Pipette abgerissen werden können. Die Zahl der angesetzten Männchen wurde übrigens immer erst am folgenden Tag kontrolliert. Dabei wurden einerseits die festgesetzten Larven nachgezählt, was allerdings bei der Beweglichkeit des Rüssels und der Kleinheit der Larven oft recht schwierig ist. Diese Zahl wurde durch die Zählung der im Verlauf des Versuchs künstlich abgelösten Individuen kontrolliert. Anderseits wurden die freivorgefundenen Tiere gezählt und dadurch die Zahl der verlorenen bestimmt.

## B. Versuche zur Erzeugung von Weibchen.

Während bei den eben geschilderten Versuchen zur Erzeugung möglichst vieler Männchen das Prinzip war, möglichst reichliche Gelegenheit zu parasitischer Entwicklung zu geben, so wurde nun hier den Larven diese Gelegenheit entzogen, d. h. sie wurden einfach in Glasschalen aufgezüchtet und keine alten Weibchen dazu gesetzt. Die Sterblichkeit ist nicht sehr groß. Am besten halten sich die Larven, wie ein Parallelversuch ergab, wenn ihnen ein Grund feinen Schlammes zur Verfügung steht. Ich beschreibe den besten Versuch ohne, und denjenigen mit Schlammgrund. Es handelt sich auch hier um das Eimaterial vom 5. VII.

1. Versuch ohne Schlammboden. Ausgangsmaterial waren 100 Larven. Es wurden gefunden

| | | | |
|---|---|---|---|
| am | 11. | VII. | 1 ♀ |
| | 12. | VII. | 3 ♀ |
| | 14. | VII. | 1 ♀ |
| | 18. | VII. | 4 ♀ |
| | 22. | VII. | 7 ♀ |
| | 25. | VII. | 16 ♀ |
| | 28. | VII. | 18 ♀ |
| | 31. | VII. | 17 ♀ |
| | 3. | VIII. | 10 ♀ |
| | 6. | VIII. | 1 ♀ |
| | 10. | VIII. | 5 Zwitter (⚥) |
| | 15.—18. | VIII. | 2 Zwitter (⚥) |
| | | | 6 ♂♂ |
| | | | 2 indifferente Larven |
| | | | 2 tote und zersetzte Larven |
| | | | total 95 Individuen. |

Dabei sei noch besonders betont, daß auch die später gefundenen ♀♀ alle noch ganz frühe weibliche Stadien sind, die den indifferenten Zustand eben erst aufgegeben haben. Daraus geht die verschieden lange Dauer der indifferenten Periode deutlich hervor. (Vgl. auch das S. 10 sub 2 gesagte.)

Es gingen also während der Versuchszeit von etwa $1^1/_2$ Monaten nur 5 Individuen unkontrolliert zugrunde. Lassen wir dieselben so wie die zwei obengenannten toten und die beiden indifferent gebliebenen Tiere für die Berechnung außer Betracht, so ergeben sich:

78 ♀♀ = 85,7 %
6 ♂♂ = 6,6%
7 ⚥ ⚥ = 7,7%

Im gleichen Sinne sprechen die Resultate von Parallelversuchen, ebenfalls Kulturen ohne Schlammboden. Nur die Sterblichkeit war größer. Im nämlichen Sinne sprechen auch frühere Versuche mit dem Eimaterial eines andern Tieres.

2. Versuch mit Schlammboden. Es genügt hier die summarische Angabe des Resultats: von 98 Larven gingen nur 4 verloren, 91 entwickelten sich zu Weibchen, 2 zu Männchen, 1 blieb indifferent. Der Prozentsatz an ♀♀ erreicht hier, wenn man die verlorenen und die indifferente Larve abrechnet, 98%, derjenige an ♂♂ dagegen beträgt nur 2%.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß aus den Larven ganz vorwiegend oder beinahe ausschließlich Weibchen hervorgehen, wenn man den Larven die Möglichkeit parasitischer Lebensweise entzieht, welche normalerweise zur Entwicklung von

Männchen führt. Doch sei hervorgehoben, daß fast immer einige wenige Männchen auftreten, im Gegensatz zu dem Resultat der Männchenkulturen, wo überhaupt keine Weibchen beobachtet wurden.

Von den in der Tabelle aufgeführten Zwittern wird später die Rede sein. Hier sei nur bemerkt, daß es sich nicht nur um Mischung der sekundären Geschlechtsmerkmale handelt, sondern daß wenigstens manche der Tiere als proterandrische Hermaphroditen zu betrachten sind.

Die Versuche geben uns noch weitere wertvolle Aufschlüsse, wenn wir die Entwicklungszeiten der Weibchen betrachten und diese Weibchen selbst einer genauen Prüfung unterwerfen. Es zeigt sich, daß auch die Mehrzahl der Weibchen darin noch eine Tendenz zu männlicher Entwicklung besitzen, daß sie in der ersten Phase ihrer Entwicklung Spermien bilden.

Man kann in diesem Falle die Spermatogonien-, Spermatocyten- oder Spermienbündel im Cölom flottierend, zu gleicher Zeit aber auch schon die Anlage des Ovars am ventralen Blutgefäß nachweisen. In einigen Fällen konnte ich auch beobachten, daß die männlichen Geschlechtszellen wie bei typischen Männchen aus der Cölomwandung in den Flanken des Tieres hervorgehen. Dabei besitzen in allen Kulturen, auch den hier nicht, oder nur summarisch erwähnten, die zuerst sich entwickelnden Weibchen meist keine Spermien, während die später sich entwickelnden fast alle Spermatozoenbündel enthalten. Ich gebe für die oben besprochene Kultur ohne Schlammboden die genauen Zahlen.

| | total | ♀♀ ohne Spermien | ♀♀ mit Spermien |
|---|---|---|---|
| 11.—14. VII. | 5 | 5 | — |
| 18. VII. | 4 | 2 | 2 |
| 22. VII. | 7 | 1 | 6 |
| 25. VII. | 16 | 4 | 12 |
| 28. VII. | 18 | 1 | 17 |
| 31. VII. | 17 | 2 | 15 |
| 3. VIII. | 10 | 2 | 8 |
| 6. VIII. | 1 | — | 1 |
| | | total 17 | 61 |

Die Tabelle enthält nur Angaben über die typischen oder fast typischen Weibchen, die bis zum 6. VIII. auftraten. Daß auch die Zwitter männliche Entwicklungstendenz besessen haben, ist klar; sie zeigen eine fast immer reichliche Spermatogenese. Man kann die spermienerzeugenden ♀♀ als proterandrische Hermaphroditen bezeichnen. Es ist kein Zweifel, daß sie später, wie die ♀♀, welche niemals Spermien produzierten, Eier liefern werden. Ich habe ihre Zucht etwa 2 Monate fortgesetzt. Die Spermienbündel sind dann längst degeneriert und das

Ovar ist typisch wie bei gewöhnlichen ♀♀ gleichen Alters ausgebildet. Reife Eier aber sind noch nicht vorhanden.

In andern Parallelversuchen ist das Resultat dadurch etwas verschleiert, daß die ganz spät auftretenden Weibchen keine Spermien mehr im Cölom enthalten. Doch rührt dies wohl lediglich daher, daß es sich um Kümmerformen handelt. Es fehlen öfter auch bei den spätesten Männchen oder bei Zwittern die Spermien.

Wir können also sagen: Mit Ausnahme der ganz zuerst, nach kurzer Indifferenzzeit entstehenden zeigen alle Weibchen eine deutliche Tendenz zu männlicher Entwicklung darin, daß sie vorübergehend Spermien produzieren.

Die männliche Tendenz zeigt sich aber auch noch in andern Charakteren, welche wir als geringen Einschlag von Hermaphroditismus bezeichnen können. Ich werde darauf im nächsten Abschnitt bei der besonderen Besprechung der Zwitter kurz zurückkommen.

## IV. Versuche zur Erzeugung von Zwittern (Versuchsserie C).

Wir haben schon bei Besprechung der Weibchenkulturen erwähnt, daß neben Weibchen und Männchen auch Individuen entstehen können, die sowohl männliche wie weibliche Charaktere ausbilden. Dabei handelt es sich, wie wir im folgenden Kapitel noch genauer sehen werden, vorwiegend um Entstehung eines Mosaiks von sekundären Merkmalen beider Geschlechter. Es kommt aber in gewissen Fällen auch zur Ausbildung von beiderlei Geschlechtsorganen, wenn auch nicht zur Produktion von beiderlei reifen Geschlechtszellen. Dies ist schon deshalb nicht zu erwarten, weil auch in der normalen Entwicklung bei typisch weiblichen Tieren in den uns interessierenden Stadien das Ovar noch völlig unentwickelt ist. Eier werden auch im gewöhnlichen Fall erst bei schätzungsweise jährigen Tieren entwickelt. Doch geht, was man an Zwittern mit beiderlei Geschlechtsorganen bei diesen Versuchen erhält, über das, was schon bei der Versuchsserie B erwähnt wurde, nicht hinaus: Proterandrisch-hermaphrodit sind manche Tiere von typisch weiblichem Habitus und auch solche mit ganz geringem gynandromorphem Einschlag. Sie besitzen Spermienbündel im Cölom und außerdem eine normale Ovarialanlage mit weiblichen Urgeschlechtszellen. Ist aber der männliche Einschlag stärker, so sind nur mehr selten weibliche Urgeschlechtszellen zu finden. Das Tier ist trotz starker Mischung von männlichen und weiblichen sekundären Charakterne im Geschlecht fast, oder ganz männlich, ist also ein männlicher Gynandromorph.

Diese Gynandromorphen lassen sich nun in weiterem Umfange aus

Larven erhalten, denen man Gelegenheit zu parasitischer Lebensweise, gibt, deren Parasitismus man jedoch vorzeitig unterbricht: Die am Rüssel festsitzenden Larven werden durch Strömungen mit einer kräftigen Pipette abgeschleudert. Sie nehmen dabei nicht Schaden und lassen sich in einem Glasgefäß weiter züchten. Man kombiniert also Lebensbedingungen, welche, wie wir sahen, zur Entwicklung von Männchen führen, mit Bedingungen zur Bildung von Weibchen, und das Resultat sind Organismen mit Charakteren beider Geschlechter. Dabei fällt die Mischung sehr verschieden aus, bald überwiegen die weiblichen, bald die männlichen Merkmale, vorausgesetzt, daß der Parasitismus nicht überhaupt schon zu lange gedauert hat. Erinnern wir uns, daß die Dauer des parasitischen Lebens 4—5 Tage beträgt. Zwitter erhalten wir nur, wenn der Parasitismus unter 2 Tagen blieb. Sie entstehen, wenn man die Larven $^1/_2$, 1, höchstens $1^1/_2$ Tage sitzen läßt. Ich gebe für einen Versuch die genaueren Angaben, wiederum aus jenem Eimaterial vom 5. VII.

| Dauer des Festsitzens | total | Es entwickeln sich zu: ♀♀ | ♀♂ | ♂♂ | indifferent bleiben | verloren |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $^1/_2$ Tag . . . . . | 26 | 5 | 8 | 5 | — | 7 |
| 1 » . . . . . | 12 | 4 | 7 | 2 | — | — |
| 2 Tage . . . . . | 35 | — | — | 35 | — | — |
| 3 » . . . . . | 13 | — | — | 13 | — | — |

Hierbei sind als Weibchen nur diejenigen Individuen gerechnet, welche in allen Organen typisch weiblich entwickelt waren. Es kommen aber nicht selten Tiere vor, bei denen alle Organe, den Oesophagus ausgenommen, rein weiblich entwickelt sind: so die Borsten, die Analblasen, der Enddarm. Nur der Oesophagus ist in diesen Fällen in seiner Ausbildung zurückgeblieben.

Rechnet man solche Fälle als ♀♀, so würden statt total 9 Individuen deren 15 als weiblich zu betrachten sein.

Aus der Tabelle geht hervor, daß eine Umstimmung der Organisation nicht mehr möglich ist, wenn die Larven 2 Tage oder länger parasitiert haben. Es ist in diesem Falle die Entwicklung zum Männchen festgelegt.

Außerdem hat sich gezeigt, was die Tabelle nicht wiedergibt, daß die Kombination männlicher und weiblicher Charaktere verschieden ist. Bei dieser Mischung spielt jedenfalls der Umstand eine Rolle, wie lange die Larve festsaß. Ganz normale Weibchen entwickeln sich nur, wenn die Larven höchstens einen halben Tag parasitieren[1]. Streng ist die Ab-

[1] Wir sehen zwar auch in der Reihe 2 der Tabelle typische Weibchen auftreten. Doch sind diese höchst warscheinlich auf Larven zu beziehen, die sich nicht sofort, sondern erst im Laufe des Tages an den Rüssel angesetzt haben, also in Wirklichkeit nicht einen ganzen, sondern nur einen Bruchteil des Tages festsaßen.

hängigkeit der Mischung von der Dauer des Parasitismus nicht. Wir sehen ja in $^1/_2$-Tag-Kulturen (Tabelle, 1. Reihe) auch reine Männchen und unter den Zwittern solche mit stark männlichem Einschlag auftreten.

Aus diesen Versuchen geht, wenn wir sie mit den gewöhnlichen Glaskulturen vergleichen, noch eine weitere Tatsache hervor. Wir haben gesehen, daß in den Glaskulturen erst spät zahlreiche Weibchen auftreten, weil die meisten Larven vorher ein langes indifferentes Stadium durchmachen. Anders die Zwitterkulturen. Die ersten dieser Larven ließ ich am 8. VII. ansetzen, die letzten am 12. VII. Diese letzten Larven wurden am 14. VII. abgenommen. Larven, welche länger als 2 Tage saßen, fallen hier außer Betracht. Alle die Larven mit kurzer $^1/_2$—2tägiger parasitischer Periode entwickeln sich sofort weiter, und zwar auch die, welche zu Weibchen oder zu vorwiegend weiblichen Zwittern werden. Sie haben — vom schwärmenden Stadium an gerechnet — in etwa 10 Tagen die Metamorphose beendet oder sich wenigstens so weit entwickelt, daß die Entwicklung des Geschlechts außer Frage steht. Besonders sei dies betont für die 9 Larven (Tabelle, p. 16), welche reine Weibchen lieferten, alle bis zum 22. VII. Zu einem Stillstand der Entwicklung ist es hier nicht gekommen. Dagegen halte man die Erfahrungen der Versuchsreihe B: hier setzt die Entwicklung zum Weibchen meistens erst später ein. Bei den Glaskulturen sind bis zum 22. VII. erst $^1/_5$ aller, während des ganzen Versuches gebildeten weiblichen Tiere aufgetreten, wenn in der Serie C schon alle Weibchen entwickelt sind[1].

Daraus läßt sich der Schluß ziehen: es muß, auch wenn es nicht zur Bildung von Männchen kommt, durch den kurzen Parasitismus ein Anstoß zur Weiterentwicklung gegeben werden. Mit andern Worten: Die Wirkung des »Parasitismus« ist von zweierlei Art: er ist einerseits die Ursache zur Weiterentwicklung überhaupt, gleichgültig ob Männchen oder Weibchen entstehen. Anderseits bestimmt er, aber nur bei längerer Dauer, wie sie normalerweise immer zutreffen wird, die Entwicklung zum Männchen.

## V. Die Organisation der Zwitter.

Im folgenden sind die verschiedenen Grade der Zwittrigkeit, welche vom rein weiblichen Typus zum rein männlichen führen, kurz be-

[1] Es sei bemerkt, daß sich mit Leichtigkeit am äußern Habitus (aufgeblähtes Cölom) erkennen läßt, wann die Entwicklung zum ♀ begonnen hat.

schrieben[1]. Es handelt sich dabei um das Verhalten einerseits der Geschlechtsorgane selbst, anderseits um das Mosaik der sekundären Geschlechtscharaktere. Im ganzen habe ich über 60 zwitterige Tiere aus den verschiedenen Kulturen näher untersucht.

### Das Verhalten der Geschlechtsorgane.

Diese Frage läßt sich im Anschluß an das weiter oben (p. 15) Gesagte, kurz erledigen. Hermaphrodit, und zwar proterandrisch-hermaphrodit sind alle diejenigen Weibchen, welche in ihrem Cölom Spermienbündel enthalten. Es ist, wie oben schon erwähnt, kein Zweifel, daß sich diese Tiere später zu typischen, eierproduzierenden Weibchen entwickeln. Die Zwitter mit mehr männlichem Einschlag besitzen keine Ovaranlage. Sie sind im Geschlecht rein männlich, sind also als männliche Gynandromorphe zu bezeichnen.

### Die Vermischung der sekundären Geschlechtscharaktere (Gynandromorphismus).

Die Untersuchung dieser Erscheinungen hat sich höchst interessant und lohnend erwiesen, und zwar deshalb, weil bei *Bonellia*, infolge des starken Geschlechtsdimorphismus zahlreiche Organisationscharaktere zu sekundären Geschlechtsmerkmalen geworden sind. Nur die Protonephridien sind bei beiden Geschlechtern fast identisch. Einen geringen Unterschied zeigen die Metanephridien, sie sind beim ♂ höher differenziert, einen nur quantitativen das Cölom. Sehr verschieden aber sind, wie man der am Eingang dieser Arbeit gegebenen Beschreibung entnehmen möge, die Ausbildung des Vorderendes, sowie der Pigmentierung. Endlich besitzt das Weibchen mehrere Organe, die dem Männchen überhaupt fehlen: Augen, Borsten, Analblasen, Oesophagus und After. Andererseits bildet das Männchen ein specifisches Organ aus: den Samenschlauch mit Trichter. Ich stelle die Differenzen zwischen den beiden Geschlechtern, der Übersicht wegen in nachstehender Tabelle (S. 19) zusammen.

#### 1. Zwitter mit stark weiblichem Einschlag.

Die dem Weibchen am nächsten kommenden Zwitter zeigen Abänderungen in der Ausbildung des Oesophagus: er bleibt entweder kümmerlich oder er wird überhaupt nicht mehr ausgebildet. Wir finden

[1] Die Größe der in den Textfiguren abgebildeten Zwitter ist sehr verschieden, auch bei ungefähr gleich alten Stadien. Dies hat seinen Grund in der verschieden langen Dauer der Indifferenzzeit, während der die Tiere an Größe bedeutend abnehmen, entsprechend der Aufzehrung des Nährmaterials im Darm. Es sind demgemäß auch die Vergrößerungen der Figuren sehr verschieden.

| Organ | Weibchen | Männchen |
|---|---|---|
| Pigment | allseitig reich pigmentiert | in jüngeren Stadien die Bauchfläche, in späteren die ganze Körperfläche fast pigmentlos |
| Augen | vorhanden | fehlen |
| Vorderende | zu einem in den betreffenden Stadien löffelförmigen Rüssel ausgebildet mit starker grüner Pigmentierung | stark verkürzt, pigmentlos |
| Borsten | paarig, groß | fehlen |
| Bauchmark | wohl ausgebildet; mit weiter, der Größe des Rüssels entsprechender Schlundkommissur. Mit deutlichen Seitennerven | in jüngeren Stadien ähnlich wie beim ♀. Im erwachsenen ♂ rückgebildet, ebenso die Seitennerven. Mit engem Schlundring |
| Darm | mit Oesophagus und After | ohne Oesophagus und After |
| Analblasen | paarig, zu beiden Seiten des Afters | fehlen |
| Cölom | sehr geräumig | eng |
| Blutgefäßsystem | wohl entwickelt | fehlt |
| Protonephridien | in beiden Geschlechtern gleich | |
| Metanephridien | enge flimmernde, bald wieder verkümmernde Röhrchen | größer als beim ♀, mit großen Trichtern, dauernd vorhanden |
| Samenschlauch | fehlt | typisch männliches Organ, an Stelle des Oesophagus |

zahlreiche Varianten. Sie werden in Kapitel VI noch besonders besprochen, während hier nur die allgemeinen Verhältnisse Platz finden mögen. In Fig. 3 ist ein derartiges Individuum abgebildet. Typisch weiblich sind: Rüssel mit Schlundring (bei Dehnung beinahe so lang wie der Körper des Tieres), ferner Borsten (*b*), Bauchmark (*bm*), Cölom, Enddarm, After und Analblasen (*abl*). Auch das Ovar (*ov*) ist typisch ausgebildet. Gleichzeitig sind jedoch im Cölom Spermienbündel (*sp*) vorhanden. Wir müssen also dem weiter oben Gesagten entsprechend, das Tier als proterandrisch-hermaphrodit bezeichnen.

An der Stelle aber (*oe*), wo normalerweise der Mund in den Oesophagus führt, befindet sich nur eine kleine Vertiefung. Das Vorderende des Mitteldarms endet blind. Es ist durch einen Schlauch (*schl*) mit der Mundgegend verbunden. Diese Bildung, die ich kurz als »Schlauch« bezeichnen will, verdient besonderes Interesse. Sie ist, wie in mehreren Fällen an konserviertem Material nachgewiesen werden konnte, hohl und enthält in ihrem unteren Ende hier und da Blutkörperchen. Man wird

dadurch dazu gedrängt, den Schlauch als Blutgefäß zu betrachten, wofür schon der Habitus spricht, und zwar als dasjenige Gefäß, welches, wie hier, auch bei normalen Weibchen dieses Stadiums vom vorderen Ende des Mitteldarms dorsal am Oesophagus nach dem Rüssel hin verläuft und ihn als mittleres Gefäß (*mrg* in Fig. 1) durchzieht. Diese Deutung wird nun noch ganz besonders durch Fig. 7 (p. 26) gestützt, wo er (*schl*) in direkter Verbindung mit dem ventralen Blutgefäß (*vg*) steht. Den Übergang in das Rüsselgefäß, der in der Figur schematisch eingezeichnet ist, konnte ich allerdings bisher nicht einwandfrei feststellen; aber auch die hier angeführten Gründe dürften genügen, die Gefäßnatur des Schlauches außer Zweifel zu stellen.

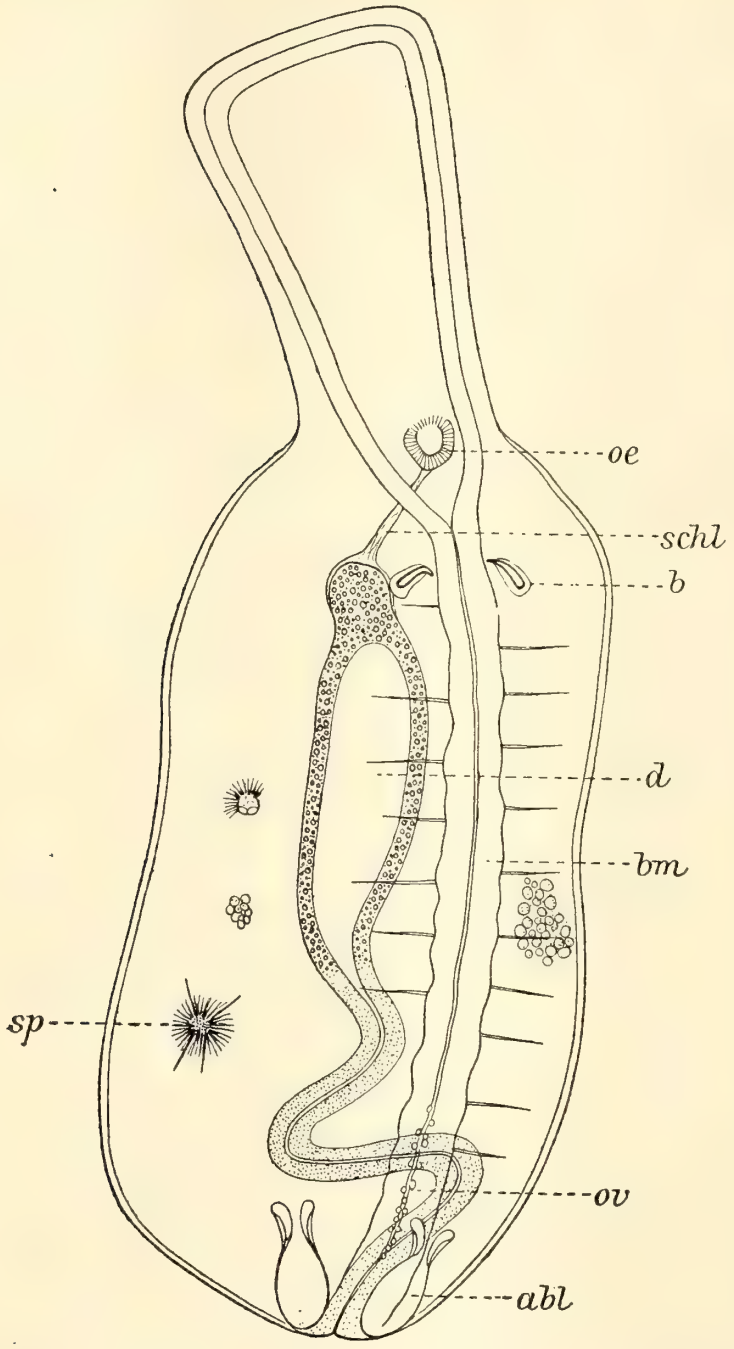



**Fig. 3. Zwitter mit stark weiblichem Einschlag. Die Larve wurde nach ca. eintägigem Festsitzen vom Rüssel der alten Bonellia entfernt und hatte sich während weiterer zehn Tage freien Lebens zu dem gezeichneten Stadium mit beinahe rein weiblichen Charakteren entwickelt.**
**Vergr. ca. 70/1.**
***abl* — Analblasen, *b* = Borsten, *bm* = Bauchmark, *d* = Mitteldarm, *oe* = Oesophagus, *ov* = Ovar, *schl* = „Schlauch", *sp* = Spermienbündel.**

Anderseits können wir bei andern gynandromorphen Individuen, wo ein Oesophagus als Blindsack angelegt, dabei aber zu kurz geblieben ist, um mit dem Mitteldarm in Verbindung zu treten, eine innige Beziehung zwischen dieser Gefäßanlage und dem Oesophagus feststellen. Das Mesoderm des Gefäßes geht in den mesodermalen Überzug des Oesophagealsackes über.

Man kann das wohl nur so deuten, daß der Oesophagus, eine ecto-

dermale Bildung, in dem mesodermalen »Schlauch« steckt und in ihm herunterwächst, bis er auf den Mitteldarm stößt. Die theoretisch wertvolle Konsequenz eines solchen Verhaltens wäre die, daß damit die Entstehung des Blutgefäßsystems als Schizocoel gezeigt wäre. Ich will auf diese morphologisch interessante Frage, die in der Monographie wird erörtert werden, hier nicht weiter eingehen. Es lassen sich zugunsten des Gesagten noch eine Reihe andrer Beobachtungen von Lacaze-Duthiers, Spengel[1] und auch von mir über den Bau und die Entstehung der Blutgefäße bei *Bonellia* und *Echiurus* anführen.

Ich habe schon oben gesagt, daß die Ausbildung des Oesophagus bei Zwittern, wie sie Fig. 3 und 7 darstellen, sehr variiert. Gleiches läßt sich für den Rüssel sagen. In vielen Fällen bleibt er kurz, aber immerhin noch typisch stark pigmentiert. Oft dagegen zeigt er direkt männlichen Einschlag: an seiner Stelle ist das Vorderende wie beim Männchen unpigmentiert und verkürzt. In den übrigen Organen kann aber auch dann der weibliche Typus wie in den abgebildeten Tieren ausgeprägt sein.

Es ist überhaupt — dies gilt für alle Zwitter — unmöglich, ein Schema aufzustellen. Der männliche oder weibliche Einschlag erstreckt sich niemals auf alle Organe gleichmäßig (vergl. auch S. 37). Infolgedessen sind die Zwitter höchst variabel. Die hier beschriebenen stellen nur eine geringe Auswahl der beobachteten Fälle dar.

### 2. Zwitter mit gleichmäßigerer Mischung männlicher und weiblicher Charaktere.

Die nächste Stufe von mehr männlichem Einschlag betrifft den Oesophagus. Dafür gibt Fig. 4 ein Beispiel. Typisch weiblich sind die Borsten (*b*), das Bauchmark (*bm*), der Enddarm und After (*a*). Die Analblasen fehlen. Der Schlundring ist ziemlich weit, aber immerhin enger als bei Weibchen mit ähnlicher Ausbildung des Darmes, des Bauchmarks und der Borsten. Es hängt dies mit der stark männlichen Ausbildung des Vorderendes zusammen. Dasselbe ist nicht zu einem Rüssel ausgebildet, sondern ziemlich stark verkürzt. Ein Oesophagus wurde nicht entwickelt. Dagegen finden wir am Vorderende des Darms (*d*) den schon in Fig. 3 erwähnten mesodermalen Schlauch (*schl*), der dort, was hier nicht klar zu sehen ist, das Vorderende des Mitteldarms mit der Mundgegend verband. An Stelle eines Oesophagus mündet nahe dem Vorderende der Larve ein Samenschlauch (*sa*) von schlechter Ausbildung. Er hat nur einen rudimentären Samensack ausgebildet. Nach der Untersuchung

[1] Lacaze-Duthiers, H. 1858. Recherches sur la Bonellie. Ann. Sciences naturelles, Zoologie. T. X.

Sprengel, J. 1879. l. c.

des lebenden Objekts schien auch ein Trichter vorhanden zu sein. Er konnte jedoch am konservierten Präparat nicht nachgewiesen werden. In andern ähnlichen Fällen ist er zweifellos vorhanden. Spermienbündel (*sp*) sind in großer Zahl im Cölom zu finden.

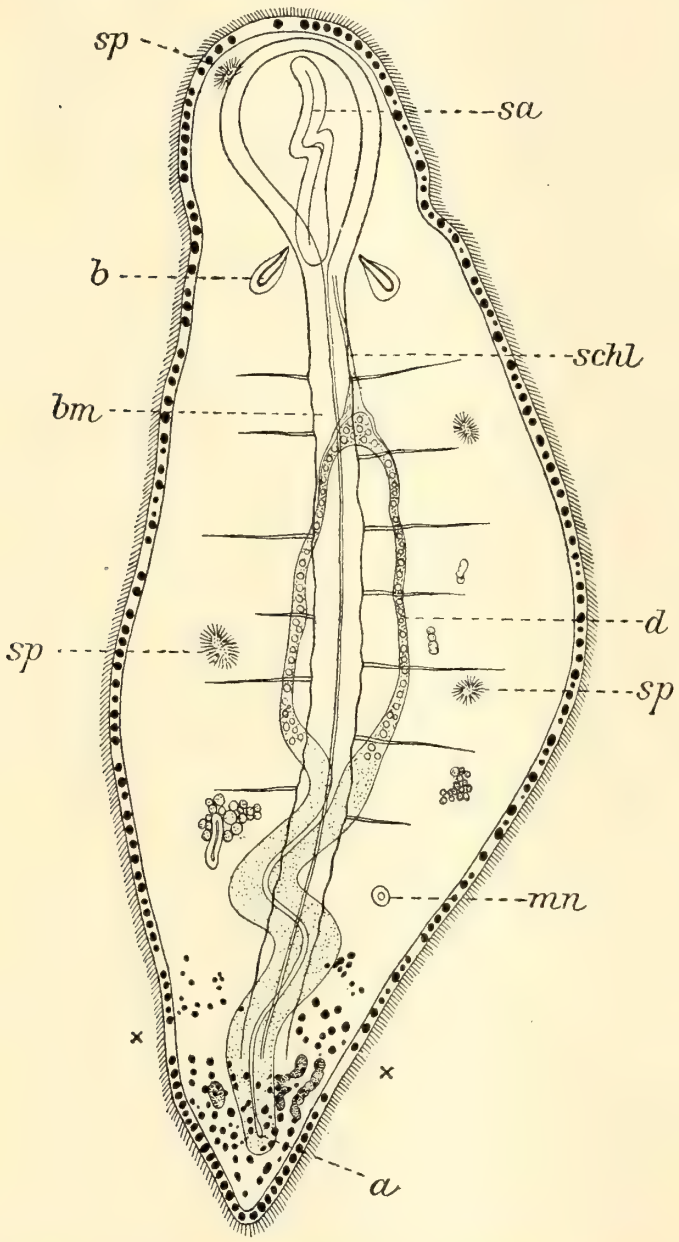



Fig. 4. Zwitter mittleren Grades. Zucht, Vergrößerung und Figurenbezeichnung wie bei Fig. 3.
Außerdem: *sa* = Samenschlauch, *mn* = Metanephridien, *a* = After, x — x bezeichnet die ursprüngliche Stelle des hinteren Wimperkranzes.

Zusammengefaßt lautet das Urteil über dieses Individuum: es ist in der Mehrzahl der Organe typisch weiblich, männlich aber darin, daß es einen Samenschlauch entwickelt hat und dafür des Oesophagus entbehrt.

Allen solchen Individuen gemeinsam war die Ausbildung eines atypischen Samenschlauches, oder, was uns besonders wichtig sein wird, eines Mitteldings zwischen Samenschlauch und Oesophagus. Ich werde auf diese für die Homologie zwischen Oesophagus und Samenschlauch bedeutsamen Bildungen später (Kap. VI) eingehen. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß es sich um Anlagen handelt, die einerseits einen Sack gleich einem unentwickelten Oesophagus eines Weibchens aufweisen, dem aber in manchen Fällen auch ein Trichter angehängt ist, wie er den Samenschlauch des Männchens charakterisiert.

### 3. Vorwiegend männliche Zwitter.

Die nächste Stufe der Zwittrigkeit ist in Fig. 5 abgebildet. (Dargestellt ist nur das Vorderende des Tieres.) Auch hier sind noch weibliche Charaktere vorhanden: das Cölom ist geräumig; sehr gut ausgebildet sind die paarigen Borsten (*b*). Ob Analblasen noch ausgebildet sind,

wurde nicht untersucht. Ein Oesophagus, ebenso eiu After fehlt. Typisch männlich ist der gut entwickelte Samenschlauch (*sa*) mit Trichter (*satr*). Er enthält Spermien.

Ähnliche Varianten fanden sich ziemlich zahlreich, darunter auch solche, wo Analblasen und gleichzeitig ein zwar kleiner, aber typisch gebauter Samenschlauch ausgebildet waren. Manchmal fehlen in solchen Fällen die Borsten.

Wir kommen damit zu den fast völlig männlichen Zwittern, welche einen typischen Samenschlauch besitzen, denen auch Analblasen, Oesophagus, Enddarm und After fehlen. Weiblicher Charakter zeigt sich nur noch in Borsten, Cölom und Bauchmark: eine Borste befindet sich oft nur auf einer Seite; das Cölom ist ziemlich geräumig, wenn auch nicht so groß wie bei typischen Weibchen. Das Bauchmark ist reicher differenziert als beim Männchen und sendet Seitennerven aus.

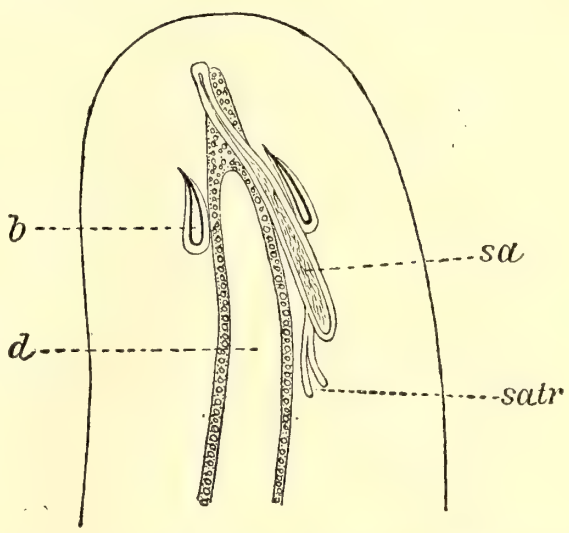



Fig. 5. Zwitter mit stark männlichem Einschlag. Zucht wie bei Fig. 3. Zeichnung des Tieres zwölf Tage nach dem Festsitzen. Vergr. ca. 70/1.
*b* = Borsten, *d* = Darm, *sa* = Samenschlauch, *satr* = Trichter des Samenschlauchs.

Endlich schließen rein männlich gebaute Hermaphroditen die Reihe, die sich nur noch in der Pigmentierung von den parasitisch entwickelten pigmentlosen Männchen unterscheiden: sie bleiben auf der Dorsalseite und an den Flanken reichlich grün pigmentiert.

Kurz sei erwähnt, in welcher Beziehung diese verschiedenen hermaphroditischen Formen zur Dauer der den Individuen gewährten, parasitischen Lebensweise stehen. Ich habe schon weiter oben bemerkt, daß diese Beziehung nur ungenau verfolgt werden konnte, weil die Zeitdifferenzen zu gering sind und weil niemals ganz sicher festgestellt wurde, ob die Larven so lange festsaßen, als ihnen Gelegenheit dazu gegeben wurde, d. h. ob sie sich sofort festsetzten. Endlich auch, weil die Umwandlungen, welche das Festsitzen nach sich zieht, verschieden rasch einzutreten scheinen.

Der Typus von Fig. 3 kommt nur bei Larven vor, die höchstens einen halben Tag festgesessen haben. Wenn er sich, wie es gerade für Fig. 3 gilt, in Kulturen findet, wo die Larven einen ganzen Tag parasitisch leben konnten, so läßt sich nachweisen, daß dann auch Larven abgenommen wurden, welche nicht einen ganzen, sondern nur den Bruchteil eines Tages

festgesessen hatten. Es läßt sich dies weiter aus der Beobachtung schließen, daß in diesem Falle auch noch Larven mit einem oder beiden noch funktionsfähigen Wimperkränzen abgenommen wurden. Die Typen von Fig. 4 und 5 kommen in allen Kulturen vor, auch wenn die Larven nur einen halben Tag lang parasitieren konnten. Dies zeigt, was weiter unten (Kap. VII) noch erörtert werden wird, daß das Verhältnis zwischen der männlichen und der weiblichen Tendenz variabel sein muß, so daß ein schwacher Anstoß in männlicher Richtung Zwitter von verschieden stark männlichem Einschlag liefert. Der Anstoß, der bei einem schon stark männlich disponierten Tier genügt, um ein reines Männchen hervorzubringen, reicht bei einem andern nur für einen Hermaphroditismus mittleren Grades aus.

Es ist im Anschluß an die Besprechung der durch die besonderen Kulturbedingungen mit gewisser Regelmäßigkeit hervorgerufenen Zwitter nun noch auf die Zwitter zurückzukommen, die auch in den normalen Glaskulturen aufgetreten sind. In geringem Maß zwittrig sind eine größere Anzahl der spät auftretenden Weibchen; sie gleichen dem Typus der Fig. 3. Männlichen Einschlag besitzen sie nur darin, daß der Oesophagus mehr oder weniger rudimentär blieb und der Mitteldarm nur durch jenen Mesoderm«schlauch« mit der Mundgegend in Verbindung steht. Ob der Oesophagus nachträglich doch noch zu voller Ausbildung gelangt, blieb unentschieden.

Stärkeren Hermaphroditismus zeigt nur eine geringe Zahl von Larven; alle treten erst in der letzten Zeit der Kultivierung auf. Sie entsprechen ungefähr den in Fig. 4 und 5 abgebildeten Typen. Ich gehe nur auf einige der auf p. 13 u. 14 erwähnten Zwitter ein: Drei dieser Tiere waren weiblich durch den Besitz von Borsten, aber männlich durch den Besitz eines Samenschlauches. Analblasen fehlten. Ein Tier besaß eine Anlage eines Samenschlauches; es fehlten ihm die Borsten, wohl aber waren Enddarm und After vorhanden. Ein Tier besaß Analblasen, die Anlage eines Oesophagus, Enddarm, After, aber nur einerseits eine Borste und ein männliches unpigmentiertes verkürztes Vorderende. Ein Tier war fast ganz männlich.

Das Resultat ist somit: auch in den gewöhnlichen Glaskulturen kommen neben einer Anzahl von Weibchen mit schwachem männlichen Einschlag die charakteristischen Zwitter vor. Damit ist wohl das beste Argument für die Ansicht geliefert, daß alle Larven, auch diejenigen, die zu Weibchen werden, ursprünglich männliche Tendenz besessen haben, welche gegenüber der weiblichen Tendenz im Laufe des lang dauernden, indifferenten Stadiums in verschiedenem Maß zurücktritt.

## VI. Tatsachen zum Beweise der Homologie von Oesophagus beim Weibchen und Samenschlauch beim Männchen.

Ich habe im ersten Kapitel (p. 6) dieser Arbeit angegeben, daß man auf Grund des morphologischen Vergleichs den Samenschlauch homolog dem Oesophagus setzen muß. Beide Organe entstehen an entsprechenden Stellen des Vorderendes, beide in identischer Weise als Säckchen. Beide sind ectodermaler Herkunft und von Mesoderm überzogen. Doch ist hervorzuheben, daß sich die Homologie nur auf den Sack des Samenschlauches, nicht aber auf dessen Trichter bezieht. Auch das ergibt sich aus der Entwicklung: der Trichter wird nur vom Mesoderm geliefert. Diese ganze Auffassung wird durch das genaue Studium der Zwitter aufs schlagendste bestätigt. Schon die Tatsache, daß niemals zugleich ein Oesophagus und ein Samenschlauch ausgebildet wird, daß vielmehr die beiden Gebilde sich ausschließen, spricht in hohem Maße für ihre Homologie. Noch beweisender aber, besonders dafür, daß nur der Sack des Samenschlauches dem Oesophagus homolog ist, sind diejenigen Fälle, wo ein Säckchen in der Art eines Oesophagus gebildet wird, an dessen Seite sich aus dem Mesoderm ein Trichter entwickelt. Ja, es läßt sich eine Reihe von Übergangsformen zusammenstellen, beginnend mit einem typischen Oesophagus, dem jedoch ein rudimentärer Trichter anhängt, und schließend mit einem atypischen Samenschlauch mit Trichter. Der erste Fall ist in Fig. 6 (nach dem lebenden Objekt) abgebildet. Die Figur stellt das Vorderende eines Weibchens dar, mit noch ziemlich kurzem Rüssel, an

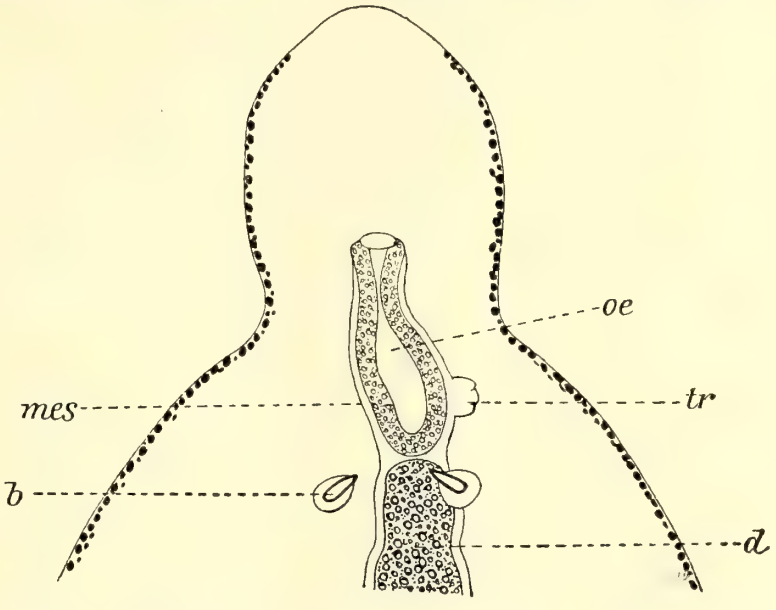



Fig. 6. Überwiegend weiblicher Zwitter, Männlicher Einschlag — von Pigmentierung abgesehen — nur in der Anlage eines (Samenschlauch-) Trichters (*tr*) am Oesophagus (*oe*). Zeichnung nach dem lebenden Objekt. Vergr. ca. 1/150.

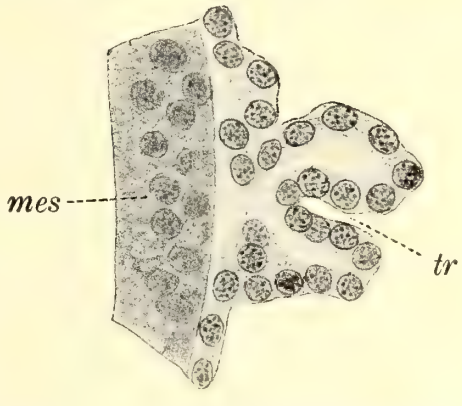



Fig. 6a. Die Anlage des Trichters von Fig. 6. Stärker vergrößert (1/1200) nach dem konserviertem (Zucker), gefärbten (Parakarium) Totalpräparat.

dessen Wurzel der Oesophagus (*oe*) beginnt, ein gut ausgebildetes Säckchen, welches schon bis zum Vorderende des Mitteldarms (*d*) vorgedrungen ist und mit demselben in der gleichen Mesodermhülle (*mes*) steckt. An der Seite dieses Säckchens sitzt in der Form einer Knospe die erste Anlage eines Trichters (*tr*). Sie ist in Fig. 6a in stärkerer Vergrößerung nach dem konservierten Objekt gezeichnet. Wie die Abbildung klar erkennen läßt, ist am Aufbau der Knospe nur das Mesoderm beteiligt. Wir finden an ihr eine Einstülpung (*tr*), was wir wohl als ersten Schritt zur Einsenkung des Trichters betrachten müssen. Nach alledem ist die Deutung der Knospe als Trichteranlage wohl einwandfrei, um so mehr, als ich noch mehrere ähnliche Fälle beobachten konnte, stets mit typischer Mesodermknospe. Diese kann demnach wohl nicht als zufällige Bildung betrachtet werden.

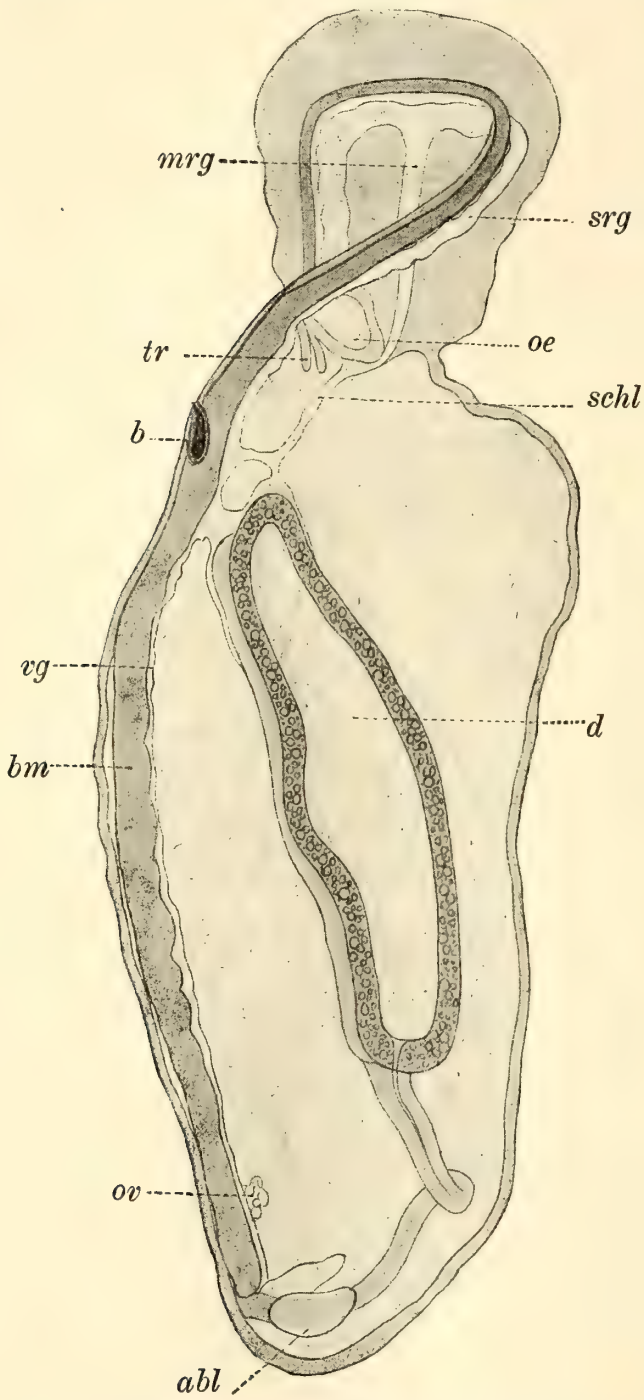



Fig. 7. Überwiegend weiblicher Zwitter aus einer Kultur der Serie B. Männlicher Einschlag zeigt sich nur darin, daß am Oesophagus eim Samenschlauchtrichter entwickelt ist. Vergr. 1/145.
*abl* = Analblasen, *b* = Borsten, *bm* = Bauchmark, *d* = Mitteldarm, *mrg* = mittleres Rüsselgefäß, *oe* = Oesophagus, *ov* = Ovar, *schl* = „Schlauch", *srg* = seitl. Rüsselgefäß, *tr* = (Samenschlauch-) Trichter.
Zeichnung nach dem konservierten Totalpräparat. Der Rüssel ist in seiner Wurzel verdreht und von der Fläche gesehen.

Die nächste Stufe der Trichterausbildung zeigen uns Fig. 7 und 7a. Fig. 7 gibt uns eine Seitenansicht des ganzen Tieres. Es ist das weiter oben (p. 20) schon wegen des Blutgefäßsystems besprochene, fast typisch ausgebildete Weibchen. Uns interessiert hier der Oesophagus (*oe*). Wir finden ihn als kleines Säckchen und ihm anliegend einen gut gebauten Trichter (*tr*). Dieser (in Fig. 7a im einzelnen dargestellt) ist wiederum eine

rein mesodermale Bildung. Sein Lumen steht mit dem Lumen des Oesophagus noch nicht in Zusammenhang. Es gibt von derartigen Kombinationen eines Oesophagus und einer Trichteranlage noch eine Reihe von Varianten, auf deren Abbildung ich hier verzichten kann.

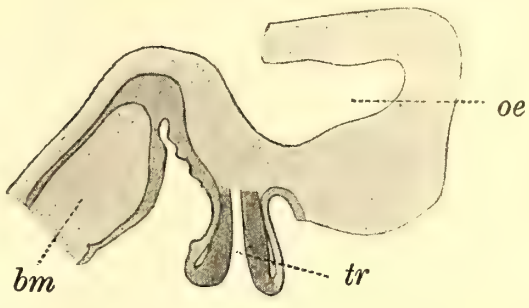



Fig. 7a. Oesophagus und Trichter der Fig. 7 bei stärkerer Vergrößerung (540/1), nach Schnitten.

Die nächste Stufe sind Tiere mit Samenschläuchen, jedoch solchen atypischer Art. Der Samensack ist klein geblieben und hat noch den Bau eines dickwandigen Oesophagus. Ihm hängt ein wimpernder Trichter an. Als ein Beispiel für zahlreiche diene Fig. 8 (nach dem lebenden Objekt gezeichnet).

An den Schluß endlich sind die Tiere mit völlig normalem Samenschlauch zu stellen, welcher jedoch wenigstens teilweise noch in der Mesodermhülle steckt, die gleichzeitig auch den Mitteldarm überzieht. Es ist das die Folge davon, daß der Samenschlauch nicht, wie es wohl bei typischen Männchen stattfindet, von Anfang an unabhängig vom Darm angelegt wurde, sondern daß seine Anlage wie diejenige des Oesophagus begann und dementsprechend vom Mesoderm, das auch den Darm überzieht, eingehüllt ist. Übrigens möchte ich erwähnen, daß ich diese Fälle bisher nur am lebenden Objekt untersucht, am konservierten Material aber noch nicht nachgeprüft habe. Sie seien deshalb, wenn ich auch auf die Untersuchung Sorgfalt genug verwendete, noch nicht als ganz feststehend betrachtet. In Fig. 9 ist ein solcher Fall reproduziert. Am oberen Ende des Mitteldarms (*d*) reicht das Mesoderm (*mes*) um den Samenschlauch (*sa*) herum.

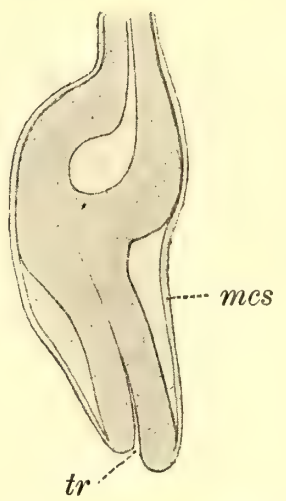



Fig. 8. Samenschlauch eines Zwitters mit stark männlichem Einschlag. Oesophagus (mit nach oben mündenden Lumen) dickwandig. Eine Kommunikation zwischen Oesophagus und Trichter war noch nicht nachweisbar. *ms* = Mesoderm. Zeichnung nach dem lebenden Objekt.

Fassen wir zusammen: es lassen sich bei den Zwittern Formen finden, welche einen fast lückenlosen Übergang von der Bildung des typischen Oesophagus in diejenige des typischen Samenschlauchs bilden und somit den Beweis für die Identität der beiden Bildungen erbringen.

Ich will nicht unterlassen, zu berichten, daß sich bei den Zwittern hier und da teilweise doppelte Samenschläuche finden. Es ist die Frage, ob solche Beobachtungen nicht gegen die genannte Homologie von Oeso-

phagus und Samenschlauch sprechen, indem man annehmen könnte, daß doch zwei verschiedene Anlagen, eine für den Oesophagus und eine für den Samenschlauch existieren und nur für gewöhnlich die Ausbildung der einen Anlage zugunsten der andern unterbleibt. Demgegenüber ist darauf hinzuweisen, daß auch im Falle der Doppelbildung bisher ohne Ausnahme nur eine Mündung und ein Ausführungsgang vorhanden ist. Dies aber ist, da sowohl Oesophagus wie auch Samenschlauch durch Einstülpung entstehen, das Wesentliche. Es müßten, wenn zwei Anlagen vorhanden wären, wenn infolgedessen zwei Säcke eingestülpt würden, auch zwei Ausführungsöffnungen nachweisbar sein. Dies trifft niemals zu und es sind aus diesem Grunde die Doppelbildungen nicht gegen die Homologie der beiden Organe verwertbar.

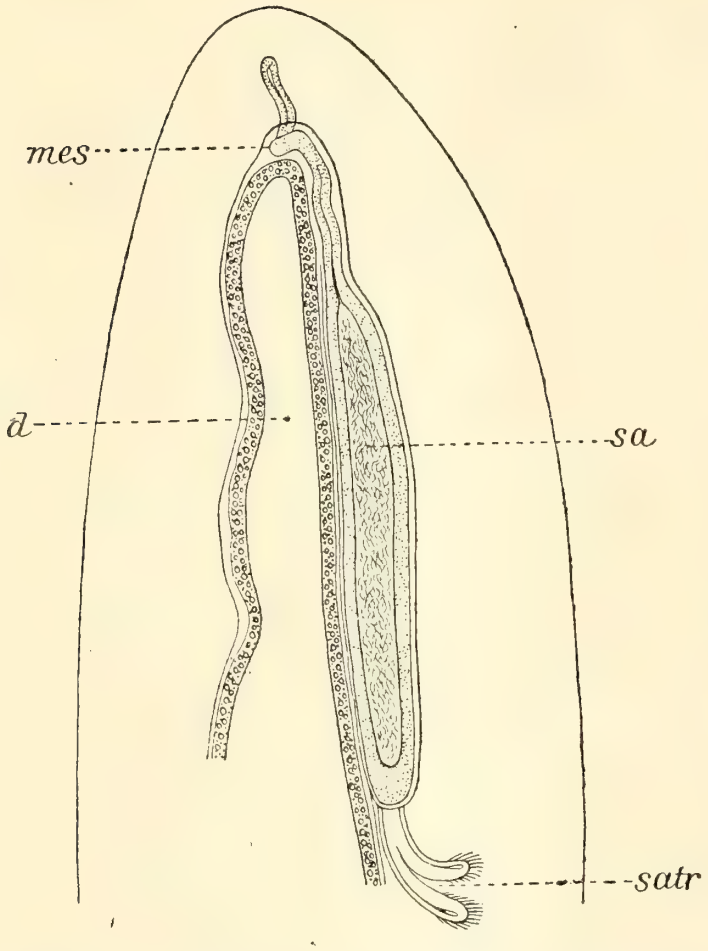



Fig. 9. Vorderende eines fast rein männlichen Zwitters. Zucht wie bei Fig. 3. Zeichnung des Tieres 16 Tage nach Festsitzen. Vergr. 1/1200.
*d* = Darm, *mes* = Mesodermalüberzug des Darmes und Samenschlauchs (= *sa*), *satr* = Samenschlauchtrichter.

## VII. Theoretische Deutung der Resultate[1].

### A. Die Geschlechtsbestimmung. Allgemeines.

Wenn wir uns eine Vorstellung machen wollen, über die Art und Weise, wie bei *Bonellia* das Geschlecht bestimmt wird, müssen wir von folgenden, in den bisherigen Kapiteln beschriebenen Tatsachen ausgehen.

1. Ist reichlich Gelegenheit zu Parasitismus vorhanden, so werden alle Larven zu Männchen[2].

---

[1] Auf die einschlägige Literatur ist in den nachfolgenden Erörterungen nicht näher eingegangen.

[2] Ich gehe dabei von der Erfahrung aus, daß in den betreffenden Versuchen niemals Weibchen aufgetreten sind und lasse den Umstand, daß eine Anzahl Larven verloren

2. Fehlt diese Gelegenheit, so werden fast alle Larven zu Weibchen. Doch entstehen neben der großen Zahl weiblicher Tiere fast immer auch ganz wenige Männchen. Die meisten der Weibchen bilden sich erst aus, nachdem die Larven ein länger dauerndes, indifferentes Stadium durchgemacht haben, während dessen die Entwicklung annähernd still steht.

3. Auch die Weibchen, die in den Kulturen ohne Parasitismus auftreten, zeigen vielfach einen männlichen Einschlag, sei es, daß sie Spermien produzieren, sei es, daß sie außerdem noch in geringem Grade gynandromorph sind. Und zwar wird dieser männliche Einschlag um so stärker, je länger das indifferente Larvenstadium dauert. Dauert es sehr lang, so können vereinzelt stark gynandromorphe Individuen auftreten.

4. Die Männchen in diesen Kulturen entwickeln sich außerordentlich langsam, sie brauchen mehrere Wochen, im Gegensatz zu den durch Parasitismus zu männlicher Entwicklung veranlaßten Larven, die nach wenigen Tagen geschlechtsreif sind.

5. Larven, welche durch Gelegenheit zum Parasitismus zu männlicher Entwicklung angeregt worden sind, können durch Unterbrechung dieser parasitischen Lebensweise zur Entwicklung in weiblicher Richtung umgestimmt werden. Es entstehen auf diese Weise Zwitter, die männliche und weibliche Charaktere in verschiedenem Grade gemischt besitzen.

6. Larven, die durch ganz vorübergehenden Parasitismus zur Entwicklung angeregt wurden, werden zu typischen Weibchen, und zwar tritt in diesem Falle nicht der für die meisten Weibchen typische Entwicklungsstillstand ein.

Aus den Tatsachen von Punkt 1—3 und 5 ist als Grundlage für jede Erklärung zu schließen, daß jede Larve imstande ist, ein Männchen oder ein Weibchen zu liefern. Wir haben hier keine Vorbestimmung des Geschlechts im gewöhnlichen Sinne, derart, daß der geschlechtliche Charakter schon im befruchteten Ei fixiert ist und während der Entwicklung nicht mehr abgeändert werden kann. Vielmehr tritt eine solche Abänderung in vielen Fällen ein. Aus den Resultaten von Punkt 1, 2 und 5 geht weiter hervor, daß bei der Bestimmung des Geschlechts die Möglichkeit parasitischer Lebensweise die entscheidende Rolle spielt. Die Entwicklung zum Männchen kann — mit bestimmten Ausnahmen, vgl. Punkt 2 und 4 — nur dann durchgeführt werden, wenn die Larve parasitisch am Rüssel eines alten *Bonellia*weibchens leben kann. Fehlt die Gelegenheit zum Parasitismus, so bleibt die Larve vorerst auf dem indifferenten Sta-

gingen, und sehr wenige indifferent blieben, außer acht. Die Überlegungen würden jedoch nicht geändert, wenn auch nicht alle, sondern nur fast alle Larven zu Männchen würden.

dium stehen und entwickelt sich später in den meisten Fällen zu einem Weibchen.

Es lassen sich folgende Möglichkeiten über die bei *Bonellia* das Geschlecht bestimmende Faktoren aufstellen.

a) Die indifferenten Larven sind auch geschlechtlich indifferent. Sie entwickeln männliche und weibliche Tendenz erst infolge parasitischer oder nichtparasitischer Lebensweise.

b) Die indifferenten Larven sind alle männlich vorbestimmt. Die Tendenz zu weiblicher Entwicklung ist überhaupt noch nicht vorhanden. Wirklich zu Männchen aber können die Larven nur werden, wenn die Bedingung parasitischer Lebensweise erfüllt ist. Fehlt sie, so tritt während der lange dauernden, indifferenten Larvenperiode eine weibliche Tendenz auf und die Larven bilden sich zu Weibchen aus.

c) Die indifferenten Larven besitzen schon beide Geschlechtstendenzen, aber in verschiedener Stärke. Die männliche Tendenz überwiegt. Auch hier ist jedoch die weitere Entwicklung zum Männchen von dem äußeren Faktor, der Möglichkeit parasitischer Lebensweise abhängig. Ist diese Möglichkeit nicht gegeben, so verschiebt sich während der nun folgenden indifferenten Larvenperiode das Stärkeverhältnis der beiden Tendenzen zugunsten der weiblichen Richtung und es entstehen vorwiegend Weibchen, zuweilen aber mit männlichem Einschlag.

Die unter a gemachte Annahme — indifferente Larven geschlechtlich noch nicht bestimmt — können wir mit wenigen Worten abfertigen: die ganze Geschlechtsbestimmung hinge in diesem Falle nur an dem äußeren Faktor des Parasitismus, und dementsprechend müßten bei Versuchen ohne Parasitismus nur reine Weibchen, bei denjenigen mit Parasitismus aber nur reine Männchen auftreten. Dies entspricht den Tatsachen nicht: es treten auch ohne Parasitismus Männchen in geringer Zahl auf (Punkt 2 und 4), und auch die Weibchen zeigen zuweilen einen männlichen Einschlag. Es müssen also zum mindesten auch unabhängig von der Möglichkeit des Parasitierens im Verlauf der Stillstandsperiode in jeder Larve männliche und weibliche Tendenzen entwickelt werden. Damit aber nähert sich diese Erklärung bereits den beiden andern und der Unterschied bestünde nur noch darin, daß hier diese Geschlechtstendenzen erst in der indifferenten Larve gebildet werden, im andern Falle nur die männliche oder beide schon vorhanden sind. Daß nun wirklich wenigstens die männliche Entwicklungstendenz in der indifferenten Larve schon vorhanden sein muß, zeigt die Tatsache, daß alle Larven mehr oder weniger in der Entwicklung vorerst stehen bleiben, wenn die Möglichkeit zu parasitischer Lebensweise fehlt. Man muß fragen: warum bleibt die Larve so lange auf dem

indifferenten Stadium stehen, bevor die Entwicklung zum Weibchen einsetzt, ja warum gehen öfter nicht unerhebliche Mengen solcher Larven auf dem indifferenten Stadium als Kümmerformen zugrunde, nachdem sie ihre Reservestoffe aufgezehrt haben? Und außerdem zeigt sich hier und da, und zwar um so öfter, je älter die Larven werden, ein Einschlag ins Männliche, sei es durch Produktion von Spermatozoen oder — besonders häufig — durch Verlust des Pigments am Vorderende und an der Bauchseite. Hier wäre vielleicht auch anzuführen, daß fast alle Larven während der Stillstandsperiode ihre Lebensweise in männlicher Richtung ändern: sie schwärmen nicht mehr, sondern sie setzen sich an die Glaswände fest. Und warum endlich zeigen gerade die Weibchen, bei denen die weibliche Tendenz erst spät zur Weiterentwicklung geführt hat, männlichen Einschlag? All das weist darauf hin, daß die Larve schon im indifferenten Stadium männliche Tendenz besitzt und nicht als geschlechtslos angesehen werden darf. Damit kommen wir zu den beiden Erklärungsweisen b und c. Diese beiden Annahmen haben gemeinsam, daß schon die indifferente Larve männliche Tendenz zeigt. Sie unterscheiden sich nur darin, daß im einen Falle die Larve nur männliche, im andern aber männliche und weibliche Tendenz, diese aber in geringerem Grade, besitzt. Wir können beide Annahmen gemeinsam besprechen.

Die Deutung der indifferenten Stillstandsperiode ist jetzt klar: die Larve bleibt deshalb auf dem indifferenten Stadium stehen, weil sie nur oder überwiegend männliche Tendenz hat, welche aber, um wirklich zu männlicher Entwicklung zu führen, der parasitischen Lebensweise bedarf. Es ist auch einleuchtend, daß, wenn diese Möglichkeit gegeben ist, alle Larven zu Männchen werden müssen — wenigstens, wenn sie früh genug gegeben ist, so daß nicht schon die weibliche Tendenz zur stärkeren Geltung kommt.

Fehlt aber diese Möglichkeit, so nimmt die Entwicklung einen andern Verlauf. Die männliche Entwicklungstendenz verschwindet keineswegs, vielmehr bleibt sie bestehen und kommt auch in höherem oder geringem Maß, wie oben erwähnt, in Umbildungen der indifferenten Larven zur Geltung: sie führt in zahlreichen Fällen nur zu einem schwachen Anlauf männlicher Entwicklung. Es sind dies die Fälle von indifferenten Larven mit Spermatozoen oder Pigmentverlust. Sie kann aber in seltenen Fällen zur Entwicklung eines typischen oder wenigstens eines gynandromorphen Männchens führen (Punkt 3 und 4).

Auch durch eine andre Beobachtung bestätigt sich diese Annahme, daß die indifferenten Larven die männliche Entwicklungstendenz behalten oder wenigstens behalten können, ja in gewissem Maß auch

steigern. Gynandromorphe lassen sich durch vorübergehenden Parasitismus nur aus Larven erzielen, die noch keine lange Indifferenzzeit hinter sich haben. Läßt man Individuen, welche schon 2—3 Wochen auf dem indifferenten Stadium stehen geblieben sind, für $^1/_2$—1 Tag an einem Rüssel parasitieren, so entwickeln sie sich mit Ausnahme ganz weniger sehr stark männlicher Gynandromorphe (ähnlich den p. 23 beschriebenen) zu reinen Männchen. Dagegen sei an den auf p. 16 beschriebenen Versuch mit jungen indifferenten Larven erinnert, wo von 38 Larven nur 7 zu Männchen wurden. Dies zeigt also, daß die männliche Tendenz während der Indifferenzzeit verstärkt werden kann oder zum wenigsten nicht verschwindet. So wäre der Anlauf zu männlicher Entwicklung, der während der Stillstandsperiode einsetzt, zu verstehen. Ferner — auch dies erscheint nun begreiflich — wird ein Weibchen, welches sich im Anfang dieser Periode entwickelt, keine männlichen Charaktere von der indifferenten Larve übernehmen, d. h. es wird rein weiblich sein. Weibchen aber, die sich zu Ende dieser Differenzzeit entwickeln, werden von der eben nicht mehr völlig indifferenten, sondern männlichen Einschlag besitzenden Larve ein geringeres oder größeres Maß männlicher Charaktere übernehmen und Weibchen mit männlichem Einschlag oder Gynandromorphe liefern[1].

Wie verhält sich nun während dieser Periode die weibliche Entwicklungstendenz? Es gibt keine sicheren Argumente, welche entscheiden könnten, ob eine weibliche Tendenz vom Anfang der Larvenentwicklung an da ist und allmählich bei Fehlen des Parasitismus das Übergewicht erlangt, oder ob sie sich überhaupt erst während und nach der indifferenten Periode entwickelt. Es bleibt daher Geschmacksache, welcher dieser beiden Möglichkeiten man den Vorzug gibt. Wenn ich vorziehe, anzunehmen, daß beide Geschlechtstendenzen in der indifferenten Larve enthalten sind, so hat das seinen Grund überwiegend darin, das mir dies mit den üblichen Vorstellungen der Geschlechtsbestimmung in besserer Übereinstimmung zu stehen scheint. Es sind ja die von uns gemachten Ausnahmen nicht eigentlich Erklärungen — dafür müßten wir vor allem die Wirkung des Parasitismus genauer kennen — sondern es sind Umschreibungen des Komplexes der mannigfaltigen in vorliegender Arbeit beschriebenen Tatsachen unter zusammenfassenden Gesichtspunkten.

---

[1] Leider habe ich dem inneren Bau der indifferenten Larven in späteren Stadien der Indifferenzzeit nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt. Die Untersuchung der lebenden Tiere wird durch den Reichtum an Pigment sehr erschwert. Es ließen sich bei genauerem Studium wohl noch mehr Beobachtungen zugunsten der vertretenen Ansicht sammeln.

## B. Spezielle Analyse der Wirkung des Parasitismus.

Ich habe schon im Anschluß an die Experimente (vgl. p. 17) zu zeigen versucht, auf Grund allerdings eines nicht gerade großen Materials, daß es sich bei der Wirkung des Parasitismus um eine doppelte Erscheinung handelt: einerseits, um einen Anstoß zur Weiterentwicklung überhaupt, gleichgültig ob Weibchen oder Männchen entstehen, anderseits um eine specifische Bestimmung der Entwicklung in männlicher Richtung. Die Bestimmung zu Männchen tritt, wie erwähnt, nur ein, wenn die Dauer des Parasitismus nicht allzu kurz ist, während auch ein ganz kurzes Parasitieren ($^1/_2$ Tag) ausreicht, den Anstoß zu rascher Weiterentwicklung überhaupt zu geben.

Die Versuche mit Vitalfarbstoffen haben wahrscheinlich gemacht, daß die Larve während ihres Festsitzens Substanzen aus dem Rüsselgewebe, worauf sie sitzt, aufnimmt. Die nächstliegende Vermutung ist die, daß es sich, wie oben schon kurz gesagt wurde, um Aufnahme von geschlechtsbestimmenden Substanzen, man denke an Hormone, handelt, und zwar müßte es ein Stoff sein, der die in der Larve vorhandene weibliche Entwicklungstendenz zugunsten der männlichen unterdrückt. (Es ist dabei der oben erörterten Annahme gefolgt, wonach in der indifferenten Larve beide Geschlechtstendenzen vorhanden sind und lediglich die männliche an Stärke überwiegt.)

Einige bisher unerwähnte Beobachtungen sind geeignet, diese Annahme zu stützen. Bei den Farbstoffversuchen zeigte sich, daß auch am Ende des ersten Tages unter den festsitzenden Larven noch ungefärbte Individuen sind. Nach unsrer Voraussetzung können solche Larven noch keine männchenbestimmenden Stoffe aufgenommen haben. Dieses Resultat stimmt mit dem Zuchtresultat überein, denn auch aus den nach Ablauf eines Tages vom Rüssel abgelösten Larven gehen zum Teil noch typische Weibchen und nicht nur Zwitter hervor. Anders ist es bei den Larven, welche 2 Tage lang an dem vital gefärbten Rüssel parasitiert haben. Sie sind alle gefärbt. Sie werden auch in der Folge alle zu Männchen. Eine genauere Untersuchung, welche die Farbstoffaufnahme und die darauffolgende Entwicklung bei jeder Larve einzeln zu verfolgen hätte, könnte wohl hier noch weitere Aufklärung geben. Sie war aus Mangel an Material unausführbar. Es ist offenbar ein Parallelismus vorhanden zwischen der Aufnahme des Farbstoffes und dem Auftreten von Zwittern oder von Männchen. Dies spricht immerhin — wenn auch nicht zwingend — zugunsten der Auf-

nahme von geschlechtsbestimmenden Substanzen[1] durch die Larven.

Zu einer Betrachtung über die Natur dieser Substanz drängt ein Vergleich des Baues von Männchen und Weibchen. Die Männchen unterscheiden sich von den Weibchen vor allem durch das Fehlen einer Reihe von Organen: sie ermangeln der Borsten, der Analblasen, des Rüssels und der guten Ausbildung des Nervensystems sowie des Darmes. Dagegen haben sie vor den Weibchen ein charakteristisches Organ voraus: den Samenschlauch. Man möchte darnach sagen: die geschlechtsbestimmende Substanz muß in erster Linie eine Hemmungssubstanz sein, gegenüber einer Reihe von Organerbanlagen (Potenzen), welche die zum Männchen sich entwickelnde Larve besitzt; denn daß die Anlagen ursprünglich alle vorhanden sind, beweisen die Zwitter. Positiv specifisch wirken also jene Substanzen nur in Hinsicht auf die Bildung des Samenschlauches und in gewissem Grad der Spermatogenese. Mit einer solchen Annahme bleibt allerdings eine wichtige und vollkommen sichere Tatsache unerklärt: auch freilebend können vereinzelt Männchen entstehen und diesen fehlen, obgleich sie die hypothetische Hemmungssubstanz nicht aufgenommen haben, trotzdem Borsten, Rüssel, Analblasen usw.

## C. Über den epigenetischen Charakter der Geschlechtsbestimmung bei *Bonellia*.

Ich brauche mich auf eine Diskussion des Geschlechtsbestimmungsproblems in weiterem Umfang nicht einzulassen und will lediglich einen Hauptpunkt betonen. Die Tatsachen zeigen, daß die Bestimmung des Geschlechts bei *Bonellia* erst im Laufe der Larvenentwicklung geschieht. Das Geschlecht ist somit epigenetisch und nicht im gewöhnlichen Sinne prädeterminiert, nicht schon mit der Befruchtung unabänderlich festgelegt. Dieser epigenetische Charakter ist jedoch deshalb nicht uneingeschränkt, weil eine Prädeterminierung in gewissen Grenzen doch auch eine Rolle spielt. Wir haben ja gesehen, daß beide Geschlechtstendenzen, also die Faktoren zur Bestimmung beider Geschlechter, schon in der indifferenten Larve und damit wohl auch schon im befruchteten Ei vorhanden sein dürften. Dies entspricht durchaus den heute üblichen allgemeinen Annahmen über die Verteilung der männchen- und weibchenbestimmenden Faktoren auch im geschlechtlich prädeterminierten Ei.

[1] Versuche über den Einfluß von Preßsaft, den man durch Zerquetschen von Rüsselsubstanz gewinnen kann, auf die Determinierung der Larvenentwicklung haben noch kein sicheres Resultat gehabt.

Nur ihr Stärkeverhältnis ist epigenetisch verschiebbar und darin liegt das Spezielle unsers Falles.

Wir müssen wohl — was sich mit dem eben Gesagten und mit den beschriebenen Tatsachen sehr wohl verträgt — die indifferente Larve als hermaphrodit mit überwiegend männlicher Tendenz bezeichnen.

Bekanntlich spielen im Gebiet der Geschlechtsbestimmung heute cytologische Forschungen eine große Rolle. Ich will deshalb, da man leicht versucht sein könnte, die vorliegenden Tatsachen gegen die cytologischen Theorien zu verwerten, auch diesen Punkt kurz erörtern, obgleich ich cytologische Studien an *Bonellia* nicht gemacht habe. Ich erinnere an die Untersuchungen von Boveri, Schleip und Zarnik[1] über den Chromosomencyclus bei hermaphroditen Tieren. Der Bestand an Geschlechtschromosomen ist dort — nehmen wir als Beispiel die Pteropoden (Zarnik) — bei allen Urgeschlechtszellen der gleiche. Werden aus ihnen Eier gebildet, so kommt es zu einer Diminution des Chromatins und dadurch erhalten die Eier ihren specifischen Bestand an Geschlechtschromosomen, der von demjenigen der Urgeschlechtszellen und auch demjenigen der Spermien abweicht. Bei Bildung der Spermien anderseits werden in der Spermatogenese die Geschlechtschromosomen der Urgeschlechtszellen bei der Reduktion ungleich verteilt. Nur eine Sorte der Spermien ist befruchtungsfähig. In ihnen ist der Chromosomenbestand derart, daß, wenn er mit dem Bestand der Eizelle durch die Befruchtung kombiniert wird, wieder der Chromatinbestand der Urgeschlechtszelle resultiert.

Ähnliche Vorgänge wären auch bei *Bonellia* denkbar. Das befruchtete Ei, die Zellen des Somas und die Urgeschlechtszellen würden den hermaphroditen Chromosomenbestand besitzen. Dieser Bestand würde in der Keimbahn abgeändert, und zwar in verschiedener Weise, je nachdem Eier oder Spermien entstehen, wie es bei den wirklichen Hermaphroditen geschieht. Dabei wäre nicht einmal nötig, daß solche Abänderungen mit einer sichtbaren Abänderung des Chromatins Hand in Hand gehen. Das Wesentliche aber wäre, daß es von äußeren Einflüssen, von dem Parasitismus, abhinge, ob die Ovogenese oder die Spermatogenese tat-

---

[1] Boveri, Th., Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrovenosa*, in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg. 41. Bd. 1911.

Schleip, W., Das Verhalten des Chromatins bei Angistomum (*Rhabdonema nigrovenosum*) in: Arch. Zellforsch. 7. Bd. 1911.

Zarnik, B., Über den Chromosomencyclus bei Pteropoden, in: Verh. D. Z. Ges. 21. Vers. 1911.

sächlich zu Ende geführt wird. Wie oben öfter hervorgehoben, entstehen bei *Bonellia* Spermien und Eier an verschiedenen Stellen des Körpers. Es brauchen sich also, wodurch die Verhältnisse ziemlich einfach werden, keineswegs Zellen der männlichen in Zellen der weiblichen Keimbahn umzubilden.

## D. Über die Bestimmung der sekundären Geschlechtsmerkmale.

Es braucht kaum besonders erörtert zu werden, daß ebensowenig wie das Geschlecht, die sekundären Geschlechtsmerkmale im gewöhnlichen Sinne prädeterminiert sind. Es handelt sich nicht um geschlechtsbegrenzte Vererbung in der Art der neueren MENDELschen Forschungen, wenn auch bei unserm Objekt die große Reihe der sekundären Merkmale normalerweise geschlechtsbegrenzt, d. h. stets nur in einem Geschlecht auftritt. Dies ergibt sich ohne weiteres aus den im vorigen Abschnitt gemachten Angaben. Es ist eines der wesentlichsten Resultate, welches wir aus dem Vorkommen der Zwitter ableiten müssen, daß in allen Larven die Anlagen zu allen Merkmalen beider Geschlechter vorhanden sind. Dies, würde für das Chromatin besagen, daß die Somazellen den hermaphroditen Chromatinbestand besitzen müssen. Wenn wir annehmen, daß die Abänderungen des Chromatinbestandes in der Spermatogenese und Oogenese einerseits, der Chromatinbestand der Somazellen anderseits unabhängig voneinander sind, so ist ohne weiteres einleuchtend, daß die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere von der definitiven Ausbildung des Geschlechts selbst unabhängig ist. Daß dies wirklich der Fall ist, läßt sich an Hand des Zwittermaterials leicht nachweisen. Ich verweise hier nur auf die eine besonders schlagende Tatsache: wir finden Männchen mit Samenschlauch und reicher Spermatogenese, zugleich aber mit Borsten oder Analblasen oder beiden, also männliche und weibliche Merkmale kombiniert. Ich brauche gegenüber diesen Beobachtungen, welche uns die Mischung männlicher und weiblicher Geschlechtscharaktere in zahlreichen Kombinationen zeigen, kaum darauf hinzuweisen, daß auch für unsre Zwitter eine Erklärung in der von Goldschmidt[1] für den Gynandromorphismus bei Schmetterlingen gegebenen Richtung nicht möglich ist. Unsre Beobachtungen gehören ausschließlich in das Gebiet der Entwicklungsphysiologie der sekundären Geschlechtscharaktere. Es handelt

[1] Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. 1912. Ztschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre. Bd. 7.

sich hier um sekundäre Beeinflussung und Umstimmung von Organerbanlagen, nicht um bestimmte Kombinationen gewisser primärer Faktoren.

Ich habe bei Beschreibung der normalen Organentwicklung bei ♂ und ♀ hervorgehoben, daß die verschiedenen Organe zeitlich nacheinander auftreten. Dieser Reihenfolge des Sichtbarwerdens dürfte wohl auch eine entsprechende Reihe der Differenzierung der noch nicht nachweisbaren Anlagen parallel laufen. Das heißt: die Anlagen, beispielsweise der Borsten, der Analblasen, des Bauchmarks und des Ovars einerseits, des Samenschlauchs, seines Sackes und Trichters und der Spermamutterzellen anderseits befinden sich in einem gegebenen Moment auf verschiedener Höhe der Differenzierung. Es ist klar, daß, je weiter die Spezialisierung vorgeschritten ist, um so geringer die Möglichkeit der Umdifferenzierung von männlicher in weibliche Richtung sein wird. Deshalb wird bei einer männlich sich entwickelnden Larve der Einfluß des Freilebens[1], welcher mit der künstlichen Ablösung der Larve vom Rüssel der alten *Bonellia* einsetzt, die verschiedenen Organe in einem verschieden weit vorgeschrittenen Stadium männlicher Differenzierung treffen. Und gerade darauf wäre zurückzuführen, daß im gleichen Tier das eine Organ männlich wird — es wäre beim Einsetzen der äußeren Einwirkung schon stark männlich differenziert gewesen und deshalb nicht mehr umstimmbar — das andre Organ aber weiblich, wenn die Differenzierung in männlicher Richtung noch gering gewesen war oder überhaupt noch nicht begonnen hatte. Mit dieser Ansicht stimmt überein, daß man bei den Zwittern nicht wahllos alle Mischungen weiblicher und männlicher Charaktere findet. So sind, wenn ein Oesophagus entwickelt ist, immer auch Borsten und Analblasen vorhanden; wenn Borsten entwickelt sind, können Analblasen vorhanden sein oder fehlen; Borsten aber sind fast immer da, wenn Analblasen angelegt wurden. Dies liegt alles darin begründet, daß, wie oben erwähnt, zuerst der Oesophagus, später die Borsten und erst zuletzt, jedoch sehr bald nach den Borsten, die Analblasen angelegt werden.

Wir hätten damit einen gewissen Einblick in den Mechanismus gewonnen, der bei *Bonellia* zur Mischung männlicher und weiblicher Charaktere, d. h. zur Ausbildung eines Zwitters führt. Man würde auf Grund dieser Vorstellung vielleicht erwarten, daß die Umstimmung der mannig-

[1] Richtiger ist wohl zu sagen: das Aufhören des Parasitismus, denn einen besonderen Faktor: Einfluß des Freilebens wird es nicht geben. Es werden bei Freileben lediglich die im Organismus vorhandenen Anlagen ungestört zur Ausbildung kommen. Das parasitische Leben aber wirkt positiv-umändernd oder negativ-hemmend.

fachen Organanlagen in den Zwitterversuchen gesetzmäßiger wäre. Daß mit andern Worten in der Versuchsserie C einer jeden bestimmten Dauer des Festsitzens der Larve am Rüssel eine bestimmte Mischung männlicher und weiblicher Organe entsprechen sollte. Wir haben im Gegenteil gesehen, daß typische Männchen und sehr stark männliche Zwitter auch dann auftreten, wenn die Larve nur ganz kurze Zeit festsaß, wenn also die Differenzierung in männlicher Richtung nur gering sein konnte. Nach der oben gegebenen Darstellung müssen wir jedoch annehmen, daß mehrere Faktoren im Spiele und daß diese obendrein noch variabel sind. Es wird nicht die Höhe der Differenzierung eines Organs allein maßgebend sein; wir sahen, daß auch die schon im Ei vorauszusetzenden prädeterminierten Tendenzen zu männlicher und weiblicher Entwicklung in einem etwas variablen Stärkeverhältnis stehen dürften. Ferner habe ich schon oben bemerkt, daß die Aufnahme der hypothetischen geschlechtsbestimmenden Substanzen des Rüssels durch die Larve wahrscheinlich verschieden schnell geschieht. Und endlich ist noch zu berücksichtigen, daß die Organbildung in wenigen Tagen vor sich geht, so daß das Auftreten der einzelnen Organe der Zeit nach, wenn es überhaupt nicht auch in gewissen Grenzen variiert, keineswegs leicht und sicher auseinander zu halten ist. Dies dürfte für die Regellosigkeit in der Ausbildung der Zwitter eine genügende Erklärung geben. Eine weitere und genauere Untersuchung könnte wohl noch mehr Aufklärung geben: vor allem eine Kombination von Vitalfärbung des Rüssels, an dem sich die Larven ansetzen, mit der Züchtung von Zwittern unter Variierung der Dauer des Parasitismus.

## E. Biologische Bedeutung des besonderen Modus des Geschlechtsbestimmung für die Vermehrungsmöglichkeit der *Bonellia*.

Die eigentümliche Art der Geschlechtsbestimmung bei *Bonellia* möchte ich als eine Anpassung infolge des bei dieser Gattung ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus betrachten, wozu noch besonders kommt, daß das ♂ sich an dem ♀ entwickelt und in ihm weiterlebt. *Bonellia* ist ein nicht häufiges und z. B. im Neapler Golf nur an einzelnen, wenigen Stellen zahlreicher vorkommendes Tier. Gesetzt nun, es wäre ein Parasitismus vorhanden, wie wir ihn heute bei *Bonellia* vorfinden, es wären aber die Larven unabänderlich zu Männchen oder Weibchen vorbestimmt, so würde eine männliche Larve nur dann für die Erhaltung der Art nützlich sein, wenn sie ein altes Weibchen findet, an deren Rüssel sie sich parasitisch entwickeln kann. Alle männlichen Larven, welche

kein Zufall in die Nähe eines alten Weibchens bringt, müßten zugrunde gehen. Es wäre dies keine geringe Zahl, nicht nur, weil die Art verhältnismäßig selten ist, sondern besonders auch deshalb, weil die aus den Eihüllen ausschlüpfenden indifferenten Larven oft nicht in der Nähe der alten Weibchen bleiben werden. Sie sind zu Beginn des indifferenten Stadiums sehr stark positiv phototaktisch. Sie werden, wenn sie nicht sofort nach dem Ausschlüpfen aus der Eigallerte ein Wirtstier finden, infolge dieser Eigenschaft die Stelle, wo die Eierschnur gelegen hat, verlassen und gegen die Oberfläche des Meeres aufsteigen. Die Aussichten, ein Weibchen zu finden, werden damit sehr gering. Allerdings ist zu bemerken, daß sich die Larven sofort nach dem Ausschlüpfen aus der Eigallerte an alte Tiere ansetzen können. Dies wird auch öfter vorkommen, weil die Eischnur nicht selten in den Löchern selbst, in dem die Mutter lebt, liegen bleibt. Trotzdem aber wird es oft geschehen, daß ein großer Teil der Larven ausschwärmt. Es ist auch nicht unmöglich, daß sich die Larven an den Rüssel gerade der eigenen Mutter nicht ansetzen. Vielleicht könnte damit erklärt werden, warum die Larven sich durchaus nicht an allen alten Weibchen gleich begierig festheften wollen (vgl. p. 11).

Durch die besonderen Verhältnisse der Geschlechtsbestimmung, die wir im Laufe dieser Arbeit kennen lernten, wird ein solcher Verlust der schwärmenden Larven vermieden. Wir haben bei der Schlammkultur aus 98 Larven 91 Weibchen gezüchtet. Es mögen die spät entstehenden, mehr oder weniger kümmerlichen Tiere nicht lebensfähig sein, immer wird doch der größte Teil der Larven, die kein Wirtstier finden und darum nicht zu Männchen werden können, Weibchen liefern, also für die Erhaltung der Art nicht verloren gehen.

Aus dem Gesagten erhellt zur Genüge, wie die beschriebenen, vom gewöhnlichen Modus der Geschlechtsbestimmung so stark abweichenden Verhältnisse als Anpassung aufgefaßt werden können. Sie sind das Produkt der besonderen, biologischen Eigentümlichkeiten der Species *Bonellia*, ihres Geschlechtsdimorphismus und, was damit zusammenhängt, des Parasitismus des Männchens. Sie sind infolgedessen auch nur für *Bonellia* gültig und können in keiner Weise verallgemeinert werden[1].

Und doch eröffnete uns diese Auffassung eine weitere Perspektive. Es ist wohl nicht undenkbar, daß Abweichungen vom gewöhnlichen Modus der

[1] Auf die Frage, wie der Dimorphismus samt der besonderen Geschlechtsbestimmung und dem Parasitismus der ♂ phylogenetisch entstanden sein könnte, gehe ich nicht ein. Wir würden damit allzusehr das Gebiet der Hypothese betreten. (Vgl. nächstes Kapitel.)

Geschlechtsbestimmung auch bei andern Tierformen vorkommen, wo ein Dimorphismus der Geschlechter besteht, wo das eine Geschlecht parasitisch lebt, oder wo irgendwelche andere wesentliche Verschiedenheiten in der Biologie beider Geschlechter vorhanden sind. Man könnte vielleicht von diesem Gesichtspunkte aus zu neuen Erfahrungen über die Geschlechtsbestimmung mancher Tierformen gelangen, die von normaler Prädeterminierung abweichen dürften. Auch schiene es mir lohnend, bei solchen Formen die Abhängigkeit des Geschlechts von äußeren Faktoren zu untersuchen, Faktoren, deren Natur von den besonderen biologischen Verhältnissen gegeben sein wird.

## F. Bedeutung der Resultate für die Morphologie und die Phylogenie des Geschlechtsdimorphismus.

Es ist bei dem ausgeprägten Dimorphismus der beiden Geschlechter eine reizvolle Aufgabe, die Organisation von Weibchen und Männchen auf den gleichen Ausgangstypus zurückzuführen. Dies ist bei *Bonellia* eine Aufgabe der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Beide Geschlechter gehen von einer gemeinsamen indifferenten Larvenform aus, und divergieren erst in der auf dieses Stadium folgenden Entwicklung. Auf Grund einer Vergleichung dieser divergierenden Entwicklung läßt sich in der Tat die Organisation des Männchens auf diejenige des Weibchens zurückführen. Man vergleiche dafür meine vorläufige Mitteilung (1912). Es hat sich auch seit jener Veröffentlichung weiteres Beobachtungsmaterial angesammelt, welches die morphologischen Homologien noch genauer durchzuführen erlaubt. Die Tatsache der Bildung von Zwittern leistet, wenn man auch die Organisation dieser Tiere in Betracht zieht, für diese Homologien den schlagenden Beweis. Sie zeigt, daß auch in der männlich sich entwickelnden Larve alle Organe des Weibchens (mit Ausnahme wohl des Uterus) in potentia vorhanden sind.

Aus der vergleichenden Untersuchung der Organisation der verschiedenen Echiuriden geht hervor, daß das Weibchen die phylogenetisch ältere Form darstellt, von dem aus sich erst sekundär diejenige des Männchens ableitet. Dieser Schluß wird besonders dadurch gestützt, daß das *Bonellia*weibchen in seiner Organisation mit der nächstverwandten Form, mit *Echiurus* übereinstimmt, wenn wir von den Metanephridien, die bei *Echiurus* nicht zu finden sind, absehen.

Die nächstliegende Konsequenz wäre die, daß sich der Geschlechtsdimorphismus erst entwickelt haben kann, nachdem die *Bonellia* in beiden Geschlechtern den vom Weibchen ausgebildeten Typus erlangt hat. Zwar braucht er nicht in Einzelheiten der heutigen Form des *Bonellia*weibchens,

wohl aber muß er dem allgemeinen heutigen Echiuridentypus entsprochen haben.

Einige Überlegungen zeigen zwar, daß diese Konsequenz nicht zwingend ist, wenn ihr auch ein recht hoher Grad von Wahrscheinlichkeit innewohnt. Wir müssen berücksichtigen, daß Merkmale von einem Geschlecht auf das andre übergehen können, auch wenn sie ihrer Natur und ihrer Entstehung nach nur dem einen Geschlecht zukamen. Als bekanntes Beispiel wären die menschlichen Brustdrüsen zu nennen, welche ohne Zweifel erst beim weiblichen Geschlecht entstanden sind, jetzt aber, wenngleich in rudimentärer Form, auch beim männlichen Geschlecht vorhanden sind. Bekanntlich kann in vereinzelten Fällen auch der Mann Brustdrüsen von weiblicher Ausbildung besitzen. In ähnlicher Art könnten wir uns vorstellen, daß bei *Bonellia* Charaktere, welche zuerst beim Weibchen neu gebildet wurden, im Laufe der Zeit auf das Männchen übergingen. Und so wäre der Fall wenigstens denkbar, daß der Geschlechtsdimorphismus bei *Bonellia* schon ausgebildet war, bevor die Species die Höhe der Echiuridenorganisation erreicht hatte, und daß die Merkmale, welche diese Organisation heute zeigt — Borsten, Analblasen, differenziertes Nervensystem usw. — erst später und zuerst nur beim freilebenden Weibchen entstanden, aber erst sekundär auf die primitivere Organisation des Männchens übergingen. Die Wahrscheinlichkeit einer solchen Annahme ist freilich nicht sehr groß. Ihr steht die Tatsache entgegen, daß bei den männlichen Zwittern die weiblichen Organe keineswegs etwa nur in rudimentärer Form, wie die Brustdrüsen beim Manne, sondern durchweg mit ebenso hoher Differenzierung entwickelt werden, wie beim Weibchen. Dies trifft vor allem für die Borsten, die Analblasen und das Nervensystem zu.

Gerade diese Tatsache führt uns zu einer weiteren Erörterung. In normaler Entwicklung bildet das Männchen von *Bonellia viridis* niemals Borsten aus, niemals Analblasen, auch niemals einen Enddarm mit After und einen Oesophagus, und trotzdem sind, wie erwähnt, die Anlagen zu allen diesen Organen noch solchergestalt vorhanden, daß sie sich unter besonderen Bedingungen zu Organen in ganz typischer und keineswegs etwa verkümmerter Form entwickeln. Trotzdem also jeweilen das eine elterliche Tier, das ♂, diese Organe nicht entwickelt, ist ihre Entwicklungsmöglichkeit nicht geringer geworden. Man könnte hier einwenden, und deshalb erwähne ich diesen Punkt, daß zwar in den typisch ausgebildeten Männchen alle die weiblichen Organe unentwickelt blieben, daß aber auch bei gewöhnlichen Kulturbedingungen hier und da Zwitter auftreten, bei denen diese Organanlagen auch wirklich entwickelt

und gebraucht werden, und daß dadurch ihre Entwicklungsfähigkeit von Generation auf Generation weiter übertragen wird. Dem ist entgegenzuhalten, daß die Zwitter für die Fortpflanzung der Art fast völlig außer Betracht fallen. Die Weibchen mit schwachem männlichen Einschlag entbehren des Oesophagus und sind aus diesem Grund nicht lange existenzfähig. Die Männchen mit weiblichem Einschlag haben, wenn sie Borsten und Analblasen entwickeln, meist einen rudimentären und funktionsunfähigen Samenschlauch. Sie scheiden schon aus diesem Grunde für die Vererbung aus. Aber auch, wenn ein funktionsfähiger Samenschlauch gebildet wird, ist keine Wahrscheinlichkeit für ein solches Individuum vorhanden, in den Uterus eines Weibchens zu gelangen und dort die Eier zu befruchten, denn Vorbedingung für die Entstehung solcher Zwitter ist gerade, wie wir gesehen haben, freie Lebensweise, also Mangel alter Weibchen. Es wäre ein geradezu unerhörter Zufall, fände ein solcher Zwitter, wenn er freilebend die Funktionen eines Männchens endlich entwickelt hat, nun ein altes, eierproduzierendes Weibchen als Wirtstier.

Wir müssen neben diesen allgemeineren Spekulationen auch noch einige speziellere und dafür entsprechend sicherere Erörterungen an die experimentellen Resultate anknüpfen. Wie oben bemerkt, ist es auf Grund der vergleichenden Entwicklungsgeschichte möglich, die Homologien zwischen der Organisation des weiblichen und des männlichen Tieres zu ziehen. Jedes Organ des Männchens — mit Ausnahme wohl nur des Samenschlauchtrichters — hat beim Weibchen sein Homologon. Außerdem konnten wir bei den aus männlichen Larven gezogenen Zwittern eine Reihe von weiblichen Organanlagen nachweisen, wodurch die Homologisierung zwischen männlicher und weiblicher Organisation vollständig wird.

Am wichtigsten ist ohne Frage die Feststellung der Homologie zwischen Oesophagus und Samenschlauch. Wie aus der Oesophagusanlage oder sogar aus einem schon in Entwicklung begriffenen Oesophagus ein Samenschlauch werden kann, dies demonstriert uns ad oculos die in Kapitel VI besprochene Reihe von Zwittern. Zwar handelt es sich dort nicht um funktionsfähige Organe, jedenfalls aber um Bildungen, die morphologisch einem Samenschlauch gleichzusetzen sind. Die Möglichkeit der Umwandlung und dadurch wohl auch die Homologie des Oesophagus mit dem sackförmigen Teil des Samenschlauchs ist auf diese Weise festgestellt. Damit ist — auf Grund der besonderen Verhältnisse des Objekts — eine phylogenetische Frage auf experimentellem Wege der Lösung nahe geführt und ein interessanter Funktionswechsel nachgewiesen. Es ist wohl kaum fraglich, daß den gleichen Gang auch phylogenetisch die Umwandlung des

Oesophagus bei Entstehung des Geschlechtsdimorphismus genommen hat. Rätselhaft bleibt nur noch, wie sich an dem zum Samensack sich umbildenden Oesophagus ein Trichter entwickeln konnte. Ein Homologon existiert dafür nicht, wenn man nicht annehmen will, daß die Trichteranlage eines Metanephridiums, oder eines Cölomoduktes an den Oesophagus, d. h. an das Vorderende hinauf verlagert wurde. In eine Diskussion dieses Punktes, die eine breitere Besprechung der morphologischen Verhältnisse dieser Organe beim Weibchen erforderte, will ich hier nicht eintreten. Die Wahrscheinlichkeit, es sei dieser Trichter eine Bildung sui generis, erscheint mir allerdings größer. Man könnte vielleicht vermuten, daß sich die Trichteröffnung aus der Durchbruchsstelle entwickelt habe, mit welcher der Oesophagus und der Mitteldarm kommunizieren.

## VIII. Zusammenfassung.

1. Die Geschlechtsbestimmung bei *Bonellia viridis* ist teilweise prädeterminiert, teilweise epigenetisch. Prädeterminiert sind im befruchteten Ei wahrscheinlich beide Geschlechtstendenzen vorhanden, jedoch in verschiedener Stärke: die männliche Tendenz überwiegt. Das befruchtete Ei und ebenso die geschlechtlich in ihrer Organisation noch nicht differenzierte, »indifferente« Larve ist also höchst wahrscheinlich hermaphrodit. Sie wird erst in der weiteren Entwicklung rein männlich oder weiblich. Dabei verläuft — entsprechend dem starken Geschlechtsdimorphismus der Art — die Entwicklung der Organisation bei Männchen und Weibchen stark verschieden.

2. Mit wenigen Ausnahmen ist die Entwicklung zum Männchen nur möglich, wenn die »indifferente«, schwärmende Larve Gelegenheit zu »parasitischer« Lebensweise am Rüssel eines alten Weibchens findet. Es handelt sich während dieser Periode mit großer Wahrscheinlichkeit um Aufnahme von geschlechtsbestimmenden Substanzen aus dem Rüssel des Wirtstieres durch die Larve. (Versuche mit intravitaler Färbung.)

Ist die Gelegenheit zum »Parasitismus« vorhanden, so werden alle Larven zu Männchen (Versuchsserie A); fehlt sie, sind also die Larven zu freier Lebensweise genötigt, so entstehen unter Einschaltung einer längeren Periode, während der die Entwicklung annähernd still steht, fast ausschließlich Weibchen und nur wenige Männchen, außerdem zuweilen wenige Zwitter (Versuchsserie B).

Man muß annehmen, daß während dieser Stillstandsperiode die Tendenz zu weiblicher Entwicklung allmählich an Stärke zunimmt und gegenüber der männlichen endlich das Übergewicht erlangt. Die spät auftretenden Weibchen sind, da sie sich aus Larven entwickeln, bei denen

die männliche Entwicklung einen geringen Anlauf genommen hatte, proterandrisch-hermaphrodit. Sie enthalten im Cölom Spermien, werden aber in der weiteren Entwicklung zu typischen weiblichen Tieren.

3. Gibt man den schwärmenden »indifferenten« Larven Gelegenheit zum Parasitismus, unterbricht man diesen aber vorzeitig, indem man die Larven künstlich vom Rüssel des Wirtstieres ablöst und sie freilebend weiter züchtet, so entstehen (neben ♀♀ und ♂♂) Zwitter. Es hängt von der Dauer des Parasitismus, d. h. vom Zeitpunkt der Ablösung der Larven ab, ob wirklich zweigeschlechtige Hermaphroditen oder ob Gynandromorphe entstehen, bei denen nur die sekundären Geschlechtsmerkmale, bei *Bonellia* also die meisten Organisationsmerkmale, gemischt sind (Mosaik).

4. Nach dem Gesagten besitzen auch die zu Männchen sich entwickelnden Larven alle Merkmale der Organisation des Weibchens. Männchen und Weibchen sind, trotz der gewaltigen Verschiedenheit im geschlechtsreifen Zustand, in ihrer Organisation fast durchweg homolog.

5. Der Oesophagus des Weibchens ist dem Sack des Samenschlauchs beim Männchen homolog. Die Zwitter liefern zahlreiche Übergänge zwischen den beiden Organen.

Verlag R. FRIEDLÄNDER & SOHN in BERLIN N.W. 6, Karlstr. 11.

# Die sanitarisch-pathologische Bedeutung der Insekten und verwandten Gliedertiere

## namentlich als Krankheits-Erreger und Krankheits-Überträger

**Zyklus von Vorlesungen, gehalten an der Universität Bern**

von

**Prof. Dr. Emil A. Göldi**

Ein Band von 155 Seiten groß-8. mit 178 meist Original-Figuren. **Preis M. 9.—**

INHALT: Vorwort — Einleitung. Kapitel I. Stechende, beißende und brennende Insekten und Gliedertiere. — Kapitel II. Parasitische Insekten und Gliedertiere: a) gelegentliche Blutsauger; b) professionelle Blutsauger und Gewebefresser. — Kapitel III. Insekten und andere Gliedertiere als Krankheitsüberträger. — Sachregister.

Aus der Vorrede: Vorliegendes Büchlein ist aus der Praxis des akademischen Unterrichtes herausgewachsen. Bei dem Vorlesungszyklus „Ausgewählte Kapitel aus der Bionomie und Biologie der Tiere", welchen ich an hiesiger Universität seit 1907 abhalte, habe ich bald dasjenige Kapitel, in welchem ich „Die pathologisch-sanitarische Bedeutung der Insekten" in etwas ausführlicherer Art und Weise darzustellen versuchte, als ein solches kennen gelernt, das in den Kreisen der Studierenden besonders Anklang fand. Auf dem Grenzgebiet der Zoologie und der Medizin liegend, kam es nämlich beiden Disziplinen gleichzeitig zustatten, indem es für den normalerweise schon stark belasteten Lehrstoff nach beiden Seiten hin eine willkommene Entlastung brachte. Die Entlastung schien mir bei Lehrern und Hörern um so angenehmer empfunden zu werden, als dieses Gebiet durch gewisse, früher kaum geahnte Faktoren innerhalb der letzten zwei Dezennien gewaltig an Umfang und Tiefe gewachsen ist und, an praktischer Wichtigkeit fortwährend zunehmend, Dimensionen eines eigenen Wissenszweiges angenommen hat. Dementsprechend erheischt es von der Lehrtätigkeit ein steigendes Maß von Zeit und Aufmerksamkeit, ein größeres, als es von dem bisherigen Rahmen des Studienprogrammes zoologischen und medizinischen Unterrichtes an unseren Hochschulen vorgesehen war.

**Verlag R. FRIEDLÄNDER & SOHN in BERLIN N.W. 6, Karlstr. 11.**

Soeben erschien in unserem Kommissionsverlage **vollständig:**

# Biologie der Eupithecien

von

**Karl Dietze**

Jugenheim an der Bergstraße

2 Teile in Folio.

I. Abbildungen: 82 Tafeln in Farbenlichtdruck nach den Originalen des Verfassers (68 Raupen- und Puppentafeln, 11 Schmetterlingstafeln, 3 Eiertafeln). II. Text: 173 Seiten mit 4 Tafeln (2 Raupen- und 2 Schmetterlingstafeln).

Tafeln in Stoffmappe, Text in Leinwand gebunden.

**Preis vollständig M. 140.—**

Einige wenige Exemplare des Textes ohne die 4 Tafeln sind zum Preise von **M. 25.—** käuflich.

Die farbigen Raupen- und Puppentafeln sind von schönster Ausführung; jede Farbenabstufung der vielfach vergrößerten Raupenbilder ist auf das sorgfältigste wiedergegeben. Das gesamte Abbildungsmaterial steht auf wahrhaft künstlerischer Höhe.

---

# Grundzüge der Mikroskopischen Technik für Zoologen und Anatomen

von

**A. B. Lee** und **Paul Mayer**

in Baugy-Clarens in Neapel

Vierte Auflage. 1911. Ein Band von VII und 515 Seiten in Oktav.

Preis broschiert **M. 15.—**, in Leinwand gebunden **M. 16.—**.

**Weitere Besprechungen:**

**A. Schuberg** im „Zoologischen Zentralblatt“ Jahrg. 18, Nr. 23/24:

Das ausgezeichnete Buch ist zu bekannt und verbreitet, als daß die vierte Auflage eine besondere Empfehlung bedürfte.

**M. Wolff** im „Centralblatt für Bacteriologie u. Parasitenkunde“ 1912:

Das Werk ist ebensosehr in den Händen der Zoologen und Anatomen, wie in den Händen der Botaniker und Bakteriologen das für das tägliche Arbeiten unentbehrliche Hand- und Nachschlagewerk. — Es sei noch ausdrücklich auf das wieder ganz musterhaft sorgfältige und eingehende Register hingewiesen, daß ein außerordentlich bequemes und schnelles Arbeiten gewährleistet und an sich schon einen Begriff von der erschöpfenden Behandlung des Stoffes gibt, die kaum anderswo in so praktischer Form geboten worden ist.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

22. Band, Nr. 2.

**Georg Funk,** Beobachtungen über Bewegungen von Bacillariaceenkolonien und deren Abhängigkeit von äußeren Reizen. pag. 45—58.

Tafel 1.

Smithsonian Institution
DEC 9
National Museum

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1914.

*Ausgegeben den 30. Juli 1914.*

Verlag R. FRIEDLÄNDER & SOHN in BERLIN N. W. 6, Karlstr. 11.

# Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten

## bis zum Erwachen der sozialen Instinkte

geschildert von

**O. M. Reuter †**

Professor in Helsingfors

Vom Verfasser revidierte Übersetzung nach dem schwedischen Manuskript

besorgt von

**A. und M. Buch**

XVI und 448 Seiten in Lex.-8. mit 84 Abbildungen

**Preis brosch. 16 M., in Ganzleinen gebd. M. 17.20, in eleg. Halbfranz gebd. M. 18.50.**

Inhaltsübersicht:

Einleitung. 1. Kap. Tätigkeit und Ruhe. Lebensdauer. 2. Kap. Nahrungsinstinkt: Plastizität desselben. 3. Kap. Nahrungsinstinkt: Omnivore und herbivore Insekten. 4. Kap. Nahrungsinstinkt: Karnivore Insekten. 5. Kap. Nahrungsinstinkt: Parasitismus. 6. Kap. Nahrungsinstinkt: Kommensalismus, Mutualismus. 7. Kap. Die Kunst des Essens. Schutz gegen Mitkonsumenten. 8. Kap. Wanderinstinkte im Dienste der Nahrung. 9. Kap. Schutz gegen ungünstige Naturverhältnisse. Reinlichkeitsinstinkt. 10. Kap. Schutz gegen Feinde. Passive Schutzmittel. 11. Kap. Schutz gegen Feinde. Aktive Schutz- und Verteidigungsmittel. 12. Kap. Metamorphoseninstinkte. 13. Kap. Paarungsinstinkte. 14. Kap. Eierleginstinkte. 15. Kap. Bestimmung des Geschlechts beim Eierlegen. 16. Kap. Pflege der Eier und Larven. 17. Kap. Vorsorge für die Nahrung der Larven. 18. Kap. Nestbau der Raubwespen. 19. Kap. Nestbau der solitären Faltenwespen. 20. Kap. Nestbau der solitären Bienen. 21. Kap. Nahrungsversorgung der Nester bei den Raubwespen und solitären Bienen. 22. Kap. Einsammeln von Nektar und Blütenstaub bei Wespen und Bienen. 23. Kap. Schmarotzende Akuleaten. 24. Kap. Ausbrüten der Akuleaten. 25. Kap. Geselligkeit bei nicht sozialen Arten. 26. Kap. Aufdämmern der sozialen Instinkte.

Literaturverzeichnis (1465 Zitate) und genaues Sachregister (15 Seiten).

---

O. M. Reuter, der bekannte finnische Gelehrte und Entomologe, hat es unternommen, ein vollständiges Bild dessen zu geben, war wir gegenwärtig über die Lebensgewohnheiten der Insekten und ihre Entwicklungsgeschichte wissen, und zu diesem Zwecke die in zahllosen Werken und Zeitschriften aller Kultursprachen enthaltenen Beobachtungen gesammelt und sie in leicht verständlicher Form in einem Buche niedergelegt, daß dem Leser von selbst die Entwicklung der komplizierten Instinkte aus den einfachen einleuchten muß.

Dem zoologischen Fachmann und allen, die Interesse für das Seelenleben und die Lebensgewohnheiten der Insekten haben, wird das Buch sehr wertvoll sein, und auch wegen seiner Fülle der außerordentlich fesselnden Einzeltatsachen alle gebildeten Leser des großen Publikums gewinnen.

# Beobachtungen über Bewegungen von Bacillariaceenkolonien und deren Abhängigkeit von äußeren Reizen.

Von
**Georg Funk.**

Mit Taf. I.

Schütt[1] und Müller[2] haben durch eingehende Untersuchungen die Ansicht begründet, daß die Ortsbewegung der Bacillariaceenzelle auf Bewegungen des extramembranösen Protoplasmas zurückzuführen und als Wirkung der Reibung zwischen strömendem Plasma und umgebendem Wasser aufzufassen ist. Die energischen Bewegungen ganzer Kolonien wie derer von *Bacillaria paradoxa* erklären sich aus dieser Theorie in der Weise, daß Protoplasma, welches in sich berührenden Raphen in entgegengesetzter Richtung strömt, eine Verschiebung der einzelnen Zellen gegeneinander in der doppelten als der Protoplasmageschwindigkeit bewirkt. Außer *Bacillaria paradoxa* und *Schizonema* sind keine koloniebildenden Diatomeen Gegenstand eingehender Untersuchungen hinsichtlich ihrer Bewegungen gewesen. Eine Frage jedoch ist von den genannten Forschern nur andeutungsweise behandelt, nämlich die nach der Abhängigkeit der Bewegung und Bewegungsrichtung von äußeren Reizen. Nach Schütt[3] ist für die Umkehr der Bewegungsrichtung bei *Bacillaria paradoxa* der plötzlich vermehrte Widerstand verantwortlich zu machen, den das strömende Protoplasma erfährt, wenn die Zelle durch ein plötzliches Hindernis zum Stillstand kommt, und dies als Reiz anzusehen, auf den das Protoplasma mit Rückkehr der Bewegung reagiert. Dagegen erachtet Müller[4] zur Umkehr der Bewegung keinen Reiz für nötig, sondern führt diese Erscheinung auf »innere Ursachen, auf die Lebenstätigkeit des Plasmas« zurück. Die Bewegung an sich ist also nach beiden For-

[1] Schütt, F., Centrifugales Dickenwachstum der Membran und extramembranöses Plasma. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII. 1898/99. S. 594—690.)

[2] Müller, O., Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen II. In: Ber. D. Bot. Ges. Bd. XVII. 1899. S. 423—452.

[3] l. c. S. 671.

[4] l. c. S. 449.

schern als autonom zu betrachten, nur der Richtungswechsel sei eventuell von irgendeinem Reiz abhängig. Zur Frage aber, ob der Übergang aus dem Zustand der Ruhe in den Zustand der Bewegung — ganz abgesehen von deren Richtung — durch etwaige Reize ausgelöst werden kann, findet sich keine Angabe. Wir müssen ferner fragen, welche Stellung der einzelnen Zellen zueinander als reizempfängliche und welche als gereizte Lage bei *Bacillaria* und andern koloniebildenden Formen zu betrachten ist. Allgemein nimmt man für *Bacillaria paradoxa* an, daß die Kolonie in breiter Bandform oder, wie Oltmanns[1]) sagt, »Jalousieform« die eigentliche Ruhestellung sei, während die Reihenform nur vorübergehend, solange die Kolonie Bewegungen ausführt, eingenommen werde.

Meine Beobachtungen zeigen, daß verschiedene Diatomeen mechanische Reize mit energischer Bewegung der gesamten Kolonie beantworten. Insbesondere werden wir sehen, daß die Kolonien von *Bacillaria* und *Homoiocladia* Ruhelagen einnehmen, in denen ein äußerer Reiz den Eintritt der Bewegung sofort auslöst, so daß die Kolonien nun in eine gereizte Stellung übergehen, aus der sie nach geraumer Zeit wieder in die reizempfängliche Ruhestellung zurückkehren. Unter möglichster Hintanstellung weiterer Beobachtungen über die äußerst vielseitige Reizbarkeit der genannten Diatomeen will ich mich in dieser Mitteilung auf die Bewegungen infolge mechanischer Reize beschränken und damit zur Beantwortung obiger Fragen einen kleinen Beitrag liefern.

## I. Bacillaria paradoxa (Gmel.) Grun.

Im September 1913 trat in einem Vorratsbassin mit fließendem Seewasser der Zoologischen Station zu Neapel, das mit *Valonia utricularis* bepflanzt ist, *Bacillaria paradoxa* plötzlich in solcher Menge und relativer Reinheit auf, daß alle übrigen Pflanzen und die Glaswände mit den zarten fadenförmigen Kolonien dieser Diatomee braun überwuchert waren. Einige Substratstücke mit *Valonia* und *Derbesia marina* wurden in eine Glasküvette mit geschliffener Vorderseite gebracht und mit fließendem Seewasser versehen. Zu- und Abfluß waren dabei so eingerichtet, daß nur eine geringe, nicht merkliche Strömung in dem Gefäße entstehen konnte. Davor wurde eine leicht verschiebbare Zeisssche Binokularlupe so aufgestellt, daß sich der gesamte Inhalt der Küvette bei horizontaler Durchsicht bequem beobachten ließ, ohne daß man die Küvette selbst von ihrer Stelle zu bewegen brauchte. Schon am zweiten Tage hatte sich *Bacillaria* in der Küvette so reichlich entwickelt, daß sowohl an den

[1] Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904. I. S. 111.

Algen wie an den Wänden des Gefäßes ein zarter brauner Überzug zu sehen war. Durch mehrtägige Beobachtungen dieses ungestört sich entwickelnden Materials wurde folgendes festgestellt. In den ersten Morgenstunden befanden sich fast alle Kolonien in der breiten Bandform und waren vielfach zu dunkelbraunen Knäueln miteinander verflochten, die auf dem Grunde des Gefäßes auch zwischen den Algenrasen verborgen lagen. Sehr wenige Kolonien zeigten Bewegungen, die aber sehr träge verliefen. Mit der Zunahme der Tageshelligkeit gerieten immer mehr Kolonien in Bewegung und nahmen damit die langgestreckte Reihenform an, wobei sich die braunen Knäuel allmählich entwirrten und die einzelnen in Reihenform hellgelb erscheinenden Kolonien sich frei voneinander lösten. Um $10^1/_2$ Uhr etwa hatten die meisten Kolonien Reihenform angenommen, waren vielfach auf die Spitze von *Derbesia*- und *Valonia*-Sprossen gekrochen und ragten nun, wie das auch mit bloßem Auge leicht zu sehen war, als 1—2 cm lange schwach gekrümmte dünne Fäden in das Wasser hinein. An einzelnen Stellen hatten sich mehrere Kolonien zu einer zarten Kette (Fig. 1) übereinander geheftet, die mitunter eine Höhe von 6—8 cm erreichte. Durch anhaftende Gasblasen hielten sich solche Ketten in senkrechter Stellung und ragten öfters bis zur Wasseroberfläche. Es kam auch vor, daß sich einzelne dieser Ketten infolge der sich vermehrenden Gasblasen ganz oder teilweise losrissen und dann an der Oberfläche flottierten. Im übrigen befanden sich in dieser Zeit weitaus die meisten an ihrem Standort verharrenden Kolonien in völliger Bewegungslosigkeit, wobei sie also zu langen Zellreihen ausgezogen waren. Erst gegen $4^1/_2$ Uhr nachm., zu welcher Zeit das Tageslicht sich stark zu verringern begann, nahmen immer mehr Kolonien nach zahlreichen hin- und rückläufigen Gleitbewegungen schließlich die Bandform wieder an, bis gegen Eintritt der Dunkelheit ein Zustand in der Küvette erreicht war, wie er auch in den ersten Morgenstunden darin geherrscht hatte. Auch während der Nachtstunden befand sich die größte Mehrzahl der Kolonien in der Bandform, und nur wenige bewegten sich träge. Inwiefern das Verhalten der letzteren als Reaktion auf die plötzliche Beleuchtung mit einer 16kerzigen Lampe, die bei der Beobachtung angewandt wurde, anzusehen ist, habe ich nicht festgestellt. Indessen waren stets schon in dem Momente der Beleuchtung die betreffenden Kolonien in Bewegung, und auch bei einiger Zeit dauernder Beleuchtung war keine merkliche Veränderung in der Küvette zu beobachten. Diese offenbaren tagesperiodischen Bewegungen waren längere Zeit sowohl in der Küvette wie in dem Bassin, in dem *Bacillaria* Massenvegetation bildete, zu verfolgen. Machen wir für diese Bewegungen der

Mehrzahl der Kolonien die täglichen Schwankungen der Lichtintensität verantwortlich — denn bedeutendere tägliche Temperaturschwankungen des Zirkulationswassers der Station sind so gut wie ausgeschlossen — dann gewinnt dies an Wahrscheinlichkeit, wenn wir uns der starken Empfindlichkeit mancher Diatomeen für Lichtreize erinnern, die sich in positiver Phototaxis äußert, wie dies Richter[1] besonders untersucht und makroskopisch demonstriert hat. Die von den *Bacillaria*-Kolonien eingenommene Ruhelage muß als die Optimalstellung für die Assimilation angesehen werden, denn es leuchtet ein, daß eine Anzahl locker zusammenhängender völlig ausgestreckter Kolonien mehr Licht nutzbar machen kann, als eine gleiche dicht zusammengeknäulte Menge von Kolonien in der Bandform. Eine bestimmte Stellung der Kolonien zur Richtung des einfallenden Lichtes war nicht zu beobachten. Dies mag damit zusammenhängen, daß die Kulturgefäße an einem vorgebauten Nordfenster aufgestellt waren und so außer von oben noch von drei Seiten diffuses Licht erhielten.

Um die Wirkung eines mechanischen Reizes auf einzelne Kolonien zu prüfen, wurden solche mit der Spitze eines feinen Pinselhaares verschieden stark angestoßen und so erschüttert. Diese Versuche wurden während der Mittagsstunden ausgeführt, zu einer Zeit also, in der die meisten Kolonien ausgestreckt und bewegungslos waren. Einfache Berührung, bei der die Kolonie ein wenig seitlich passiv verschoben und damit wohl auch schwach erschüttert wurde, löste keine Bewegung der einzelnen Zellen gegeneinander aus. Ebenso konnte oft beobachtet werden, daß Berührungen und leichte Erschütterungen der Kolonien untereinander keine Reaktionsbewegung der erschütterten Kolonie auslöste. War mit etwas stärkerem Anstoß die Reizschwelle überschritten, dann glitten wenige Zellen an der erschütterten Stelle der Kolonie für einen Augenblick nebeneinander, ohne daß sich die Lage der übrigen Zellen änderte. Ob die Reizung etwa in der Mitte der Kolonie oder an einem der Enden erfolgte, war dabei gleichgültig. Mit der Stärke des erteilten Stoßes nahm die Zahl der nebeneinander gleitenden Zellen zu und es bedurfte schon eines verhältnismäßig starken Stoßes mit dem Pinselhaar, um die gesamte Kolonie zum Übergang in die Bandform zu veranlassen. Ebenso verhielt es sich mit der darauf folgenden Gegenreaktion. Bei leichter Reizung kehrten die wenigen Zellen, die eine Reaktionsbewegung ausgeführt hatten, fast ebenso rasch wieder in die ausgestreckte Ruhelage

---

[1] Richter, O., Zur Physiologie der Diatomeen (I.). Sitzungsber. K. Akad. Wien, math.-nat. Kl. Abt. 1. Bd. CXV. 1906. S. 108. Taf. V, Fig. 3.

zurück. Mit zunehmender Stärke der Erschütterung verharrten die reagierenden Zellen immer länger in ihrer Reizstellung, und bei erreichter Reaktion der ganzen Kolonie verblieb diese oft für einige Minuten in der Bandform, um dann erst die Rückkehrbewegung auszuführen. Sehr stark gereizte Kolonien machten dabei oft vor der endgültigen Wiedereinnahme der ausgestreckten Ruhestellung mehrfach hin- und rückläufige Gleitbewegungen.

Wurde eine Kolonie in der Reizstellung von neuem einmal erschüttert, noch ehe die Rückkehrbewegung begonnen hatte, dann sah ich noch eine Zeitlang die Kolonie in der Jalousiestellung verharren und dann erst die Bewegung ausführen. War die Rückkehrbewegung bereits begonnen, und es erfolgten da eine oder mehrere neue Erschütterungen, so konnte damit nicht sofort die Umkehr der Bewegung veranlaßt werden. Zuerst streckte sich die Kolonie oder ein Teil derselben, der sich gerade in Bewegung befand, wieder völlig gerade, kehrte dann die Bewegungsrichtung um und führte so eine Reihe hin- und rückläufiger Bewegungen aus. Durch fortgesetzte Erschütterungen konnte eine Kolonie andauernd in solcher Gleitbewegung erhalten werden. Entsprechende Versuche während der Nachtstunden lasse ich hier außer acht, da ich vorläufig nicht weiß, inwieweit die bei Erschütterung beobachteten Bewegungen Reaktionen auf mechanische oder Lichtreize darstellen.

Auffallender waren diese Reizbewegungen, wenn mehrere Kolonien zugleich sie ausführten. Wurde z. B. eine der oben beschriebenen Ketten zusammenhängender Kolonien in der Weise gereizt, daß ihr Substrat mit einer Pinzette erfaßt und in einem kurzen Ruck erschüttert wurde, so konnte man die aktive Stellungsänderung mit bloßem Auge verfolgen und die lockere Kette (ausgestreckter) gelblicher Kolonien zu einem Knäuel nunmehr dunkelbraun erscheinender Kolonien (in Jalousieform) zusammenschrumpfen sehen (Fig. 2). Wurde die ganze Küvette durch Aufstoßen auf die Unterlage erschüttert, so verliefen im ganzen Gefäß die Reizbewegungen gleichzeitig, überall ballten sich die Kolonien zu dunkelbraunen Knäueln zusammen Dieser Zustand herrschte etwa 5—10 Minuten nach erfolgter Reizung, dann entwirrten sich die Knäuel allmählich, und die größte Mehrzahl der Kolonien nahm die ausgestreckte Ruhestellung wieder ein, die nach 10—20 Minuten annähernd völlig erreicht war (Fig. 3). Das Überbringen einer ausgestreckten Kolonienkette in ein anderes Gefäß oder gar auf einen Objektträger war wegen der dabei entstehenden Wasserbewegung, auch wenn alles noch so vorsichtig ausgeführt wurde, unmöglich; stets ballten sich die Kolonien infolge ihrer energischen Reizbewegungen dabei zu dunkelbraunen Knäueln zusammen.

Auf dem Objektträger oder in einer Uhrschale konnte ich niemals Kolonien in ausgestreckter Ruhelage beobachten wie in der Küvette, offenbar weil die ungünstigen Verhältnisse in so kleinen Wassermengen auf die Diatomee dauernd als Reiz wirkten, worauf sie durch ihre hin- und hergehenden Gleitbewegungen reagierte. Somit liegt es nahe, die Bewegungen von *Bacillaria paradoxa*, soweit sie in kleinen Wassermengen, die keine günstigen Daseinsbedingungen bieten, beobachtet werden, vornehmlich als Reizbewegungen aufzufassen. Damit ist nicht gesagt, daß bei *Bacillaria paradoxa* keine aus inneren Ursachen erfolgende, also autonomen Bewegungen vorkommen. Auch in den Tagesstunden ist bei Vermeidung jeglicher Reizursache stets ein kleiner Prozentsatz der Kolonien in Bewegung zu sehen, und solange wir hierfür keine äußeren Einflüsse verantwortlich machen können, müssen wir diese Bewegungen als autonom betrachten.

## II. Homoiocladia Martiana Ag.

Ähnlich wie *Bacillaria* verhält sich *Homoiocladia Martiana* hinsichtlich der mechanischen Reizbarkeit, nur sind hier die auf mechanischen Reiz erfolgenden Bewegungen der Kolonie noch deutlicher makroskopisch zu verfolgen. Die in Rede stehende Schlauchdiatomee[1] fand ich mehrmals in kleinen Rasen an der Nordseite von Ischia im Frühjahr 1913. Sie bildete etwa 3—5 cm lange flutende hellgelbbraune Büschel, die zwischen andern koloniebildenden Diatomeen und *Ectocarpus*-Rasen schwierig zu erkennen waren. Sie standen in einer Tiefe von mindestens 1—2 m an flachen Felsen, auf *Udotea*, *Peyssonnelia* oder andern Algen, auch Schwämmen, festgewachsen. Beim Heraufholen des Materials mit dem Netze fiel sofort eine starke Veränderung der Fäden auf; denn unmittelbar nach dem Überbringen ins Transportglas erschienen die Fäden nur noch etwa halb so lang wie an ihrem ungestörten Standort, ihr Aussehen als flutende Büschel war insofern verändert, als sie nunmehr einem Bündel spitziger Borsten glichen, die nur noch in geringem Maße der Strömung

---

[1]) Die Bestimmung des Materials erfolgte auf Grund der Abbildungen, die sich bei Smith, Synopsis of the British Diatomaceae. Vol. II. (1856.) Taf. 55, Fig. 347 und C. A. Agardh, Icones Algarum europaearum, Leipzig 1828/1855, Taf. V, finden. Nach Kützing, F. T., Die kieselschaligen Bacillariaceen oder Diatomeen (1844), Taf. 23, Fig. 1, paßt die vorliegende Form am besten auf *Homoicladia dilatata*, wenigstens was die Gestalt der Schläuche anlangt. Indessen ersehe ich aus de Toni's Sylloge Algarum, Bacillariaceae, S. 555, daß diese Kützing'sche Form als Varietät von *Homoicladia Martiana* aufgefaßt wird, und da die Frusteln nicht die Schläuche die ausschlaggebenden Merkmale bieten, nehme ich an, daß es sich bei der vorliegenden Pflanze um *Homoicladia Martiana* handelt.

des Wassers nachgaben (Fig. 4). Dazu war ihre Farbe dunkelbraun geworden. So erschien es zunächst, als ob nur Bruchstücke des gewünschten flutenden Rasens gefischt worden seien. Nach einiger Zeit jedoch hatte das Material vollständig sein Aussehen wie am natürlichen Standorte wiedererlangt (Fig. 5). Die Fäden waren wieder bedeutend länger geworden, fluteten leicht im Wasser und hatten sich nach allen Seiten aufgelockert, während auch die ursprüngliche hellgelbbraune Färbung zurückgekehrt war. Im Laboratorium wurden die besten Rasen in flache Glasschalen gebracht und mit frischem von ihrem Standort entnommenem Seewasser versehen, und so hielten sie sich, ohne daß Wasserwechsel notwendig gewesen wäre, mehrere Tage lang in voller Gesundheit.

Die schon beim Sammeln des Materials gewonnene Vermutung, daß *Homoiocladia* auf mechanische Reizung durch Kontraktion ihrer Kolonien reagiere, wurde nun nachgeprüft (Fig. 6—10). Im ungestörten Zustand waren die einzelnen Schläuche in sanften Bogen lang ausgestreckt und erschienen infolge der damit bedingten lockeren Verteilung der Zellen im Schlauche hellgelbbraun. Wurde jetzt das Substrat vorsichtig mit einer Pinzette erfaßt und so der Rasen in kurzem Ruck etwa 2 cm durch das Wasser gezogen, so begann der Rasen nach etwa 15 Sekunden eine makroskopisch zu verfolgende aktive Bewegung. Zunächst streckten sich die Schläuche gerade, um sich dann in sehr energischem Tempo zu verkürzen. Diese Bewegung, deren Erfolg eine auf die Hälfte oder ein Drittel sich vollziehende Verkürzung der Schläuche bei gleichzeitiger Anschwellung derselben und Umschlag ihrer Färbung in dunkelbraun infolge engerer Zusammendrängung der Zellen war, hatte nach spätestens 2 Minuten ihr Ende erreicht. Nachdem die Schläuche etwa 1 Minute lang in dieser Stellung verharrt hatten, streckten sie sich langsam wieder, und nach weiteren 8—10 Minuten hatten sie vollständig die ursprüngliche Ruhelage wieder eingenommen. Damit war auch die Empfänglichkeit für neuen Reiz zurückgekehrt. Versuche über die Wirkung eines neuen Reizes noch während der Gegenreaktion habe ich damals nicht angestellt.

Zur mikroskopischen Beobachtung wurden kleine, etwa $^1/_2$ cm lange Kolonien mit noch geringer Schlauchverzweigung vorsichtig vom Substrat gelöst und im hängenden Tropfen untergebracht. Dabei erfolgte stets eine Kontraktion, worauf die einzelnen Kolonien langsam wieder die reizempfängliche Ruhestellung einnahmen. Eine Erschütterung des hängenden Tropfens wurde in der Weise erreicht, daß der Objektträger mit der Hand in kurzem Ruck ein wenig aus der Horizontallage und wieder in dieselbe zurück bewegt wurde. Leichtes Klopfen auf den Objekttisch hatte nicht die erwünschte Wirkung. Die Reaktion der Kolonien auf diese

Reizung erfolgte dann nach wenigen Sekunden. Alle Zellen im Innern des Schlauches gerieten in lebhafte Gleitbewegung vorzugsweise basalwärts, indessen konnte man sonderbarerweise dabei stets einige Zellen spitzenwärts gleiten sehen. Nach etwa 2 Minuten hatte sich die Zahl der Zellen im Schlauchquerschnitt nach der Basis hin schätzungsweise verdoppelt. Der Schlauch selbst verkürzte sich in auffallender Geschwindigkeit und erweiterte sich nach der Basis zu infolge der dort stattfindenden Anhäufung von Zellen. An solchen Stellen des Schlauches, die infolge äußerlich anhaftender Fremdkörper oder kleiner epiphytischer Algen leicht im Auge behalten werden konnten, war bei der Kontraktion eine Vermehrung und Vertiefung der der Gallerthülle eigentümlichen Querrunzeln (siehe Smith, Synopsis, Vol. II, Taf. 55, Fig. 347) zu erkennen, die bisweilen auf eine gewisse Strecke ruckweise erfolgte. Das obere Schlauchende war während der Bewegung gewöhnlich leer von Zellen und wurde so gewissermaßen nachgezogen. Nach einer kurzen mehr oder weniger gut erkennbaren Ruhepause begann die Gegenreaktion. Die Zellen glitten wiederum lebhaft nebeneinander her und bewegten sich vorzugsweise nach der Spitze des Schlauches zu, wobei sich der Schlauch anscheinend mit etwas geringerer Geschwindigkeit verlängerte. Bei jeder Kolonie befanden sich ein oder mehrere Schläuche, die durch die Erschütterung eine Knickung erfahren hatten, so daß ein Teil der Zellen bei der Reizreaktion die geknickte Stelle des Schlauches nicht hatte passieren können und oberhalb derselben verbleiben mußte. In solchen Fällen konnte man oft beobachten, daß bei der Gegenreaktion die von der Basis hergleitenden Zellen derartig gegen die geknickte Stelle drängten, daß der obere geknickte Teil des Schlauches sich fast momentan gerade richtete. Dieser Vorgang legte Zeugnis davon ab, mit welcher Energie die Bewegung der Zellen im Innern des Schlauches erfolgen mußte, damit das Schlauchende den Widerstand des umgebenden Wassers überwinden konnte. Hatten im übrigen die Schläuche ihre ursprüngliche Länge wiedergewonnen, so gab es innerhalb derselben keine völlige Bewegungslosigkeit, sondern stets glitt ein kleiner Teil der Zellen entweder vorwärts oder rückwärts, ohne daß dabei eine merkliche Veränderung in Länge und Lage des Schlauches eintrat.

Tagesperiodische Veränderungen konnte ich an den Kolonien von *Homoiocladia* nicht beobachten, auch während der Dunkelheit waren die einzelnen Schläuche lang ausgestreckt, und reagierten in der Ruhestellung auf die oben geschilderte mechanische Reizung.

In ihrer Intensität waren die Reizbewegungen stark von der Temperatur abhängig. Wurden die Glasschalen mit dem Material in ein Zimmer von etwa 13° C verbracht, so nahmen die Kolonien dauernd

eine mittlere Lage bzw. Länge der Schläuche an und reagierten auf mechanische Reize fast nicht. Bei 19—21° C waren die Reaktionen sehr intensiv, während bei 23° C die völlig gestreckten Kolonien mit nur einer ganz geringen Kontraktion reagierten.

Ich will noch erwähnen, daß ich außerdem ein paar kleine Kolonien vor mir hatte, die neben *Homoiocladia*-Zellen auch solche von einer *Navicula*- und ein andres Mal von einer kleinen *Nitzschia*-Art in den Schläuchen enthielten. Ähnliches ist bereits von Castracane[1] und Möbius[2] beobachtet worden. Hinsichtlich ihrer Reizempfindlichkeit standen solche Kolonien nach Menge der beigemischten *Navicula*-Zellen hinter reinen *Homoiocladia*-Kolonien wesentlich zurück, während die *Homoiocladia-Nitzschia*-Kolonien gerade so wie reine *Homoiocladia*-Kolonien reagierten.

Die eben besprochenen Kontraktionen der Kolonien von *Homoiocladia* hat bereits Castracane[3] beobachtet. Die betreffende Abhandlung war mir nicht im Original zugänglich, soweit ich indessen aus den Referaten[4] darüber ersehe, ist Castracane der Ansicht, daß die Schläuche »die Fähigkeit besitzen, sich durch Querrunzelung zu verkürzen«, und daß »diese Verkürzung durch vorübergehenden Aufenthalt an der Luft« bedingt sei. Vermutlich hat also Castracane den Vorgang nur beobachtet, als er sein Material sammelte und bei dieser Gelegenheit dasselbe aus dem Wasser nahm. Die so zu beobachtenden Kontraktionen werden aber, wie ich gezeigt habe, als Reizbewegungen angesehen werden müssen. Die Ansicht Castracanes ist insofern leicht als irrig zu beweisen, als es gelingt bei Vermeidung jeglicher Erschütterung mit Hilfe eines langsam fließenden Hebers das Wasser aus einer Glasschale, die *Homoiocladia*-Rasen enthält, völlig abzusaugen, ohne daß sich die Schläuche kontrahieren. Dann liegen dieselben zunächst noch vollständig ausgestreckt auf dem Boden des Gefäßes, freilich mit einer geringen Menge kapillar daran haftenden Wassers bedeckt, so daß man nicht sagen kann, die Schläuche seien mit der Luft in Berührung. Wenn bei weiterer Austrocknung sich die Schläuche dennoch kontrahieren, so mag das einesteils daran liegen, daß der Verlust der günstigen Daseinsbedingungen auf die

---

[1] Osservazioni sui generi *Homoeocladia* e *Schizonema*. (Att. Acad. pontif. nuov. Linc. Sess. VI. Tom. XXXIII. Roma 1880.)

[2] Möbius, M., Notiz über schlauchbildende Diatomeen mit zwei verschiedenen Arten. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXV. 1907. S. 247 und in »Beitrag zur Kenntnis der Algenflora Javas«. Ebendort Bd. XI. 1893. S. 130.)

[3] l. c.

[4] Bot. Centralbl. VI. (1881.) S. 181 und Journ. Roy. Micr. Soc. London. Ser. II. Vol. I. (1881.) S. 931f.

Zellen als Reiz wirkt, auf den hin sie nach dem basalen Schlauchende zu wandern, andernteils aber werden bei noch stärkerer Austrocknung rein physikalische Schrumpfungen infolge des Wasserverlustes an den Schläuchen eintreten. Weitere Versuche hierüber habe ich indessen nicht angestellt.

Auch bei *Homoiocladia* müssen wir also, wie meine Beobachtungen lehren, scharf zwischen autonomen und Reizbewegungen unterscheiden. Als erstere sind die Ortsbewegungen einzelner Zellen einer in Ruhestellung befindlichen ungereizten Kolonie anzusehen, als letztere die von sämtlichen Zellen einer Kolonie zugleich ausgeführten Ortsbewegungen nach einem erfolgten mechanischen Reiz.

Noch einige Worte über die Fragen nach der Reizleitung und der Mechanik der Verkürzung des Schlauches. Bei der oben geschilderten primitiven Versuchsanstellung, bei der durch Erfassen des Substrates und darauf folgende ruckartige Erschütterung desselben die darauf sitzende *Homoiocladia*-Kolonie zur Ausführung ihrer Reizbewegung veranlaßt wurde, müssen wir uns vorstellen, daß die Gallertschläuche bei dieser Behandlung infolge der Reibung an dem umgebenden Wasser einen, wenn auch geringen, Zug erlitten. Dabei wird sich der Schlauch etwas in die Länge gedehnt und gleichzeitig seinen Querschnitt verringert haben. Bei letzterem Vorgang muß die innere Schlauchwand einen Druck auf die *Homoiocladia*-Zellen selbst bzw. deren extramembranöses Protoplasma ausüben, und darin vermute ich die eigentliche Reizursache. Dieser Druck wird auf sämtliche peripherischen Zellen zugleich ausgeübt, diese werden ihn an die central gelegenen weitergeben, und so ist es verständlich, daß die Reaktion von allen Zellen zugleich erfolgt. Folgende Beobachtung spricht dafür, daß keine Reizleitung durch alle Zellen der Kolonie stattfindet. Schneidet man, solange die Kolonie in ausgestreckter Ruhelage ist, mit einer feinen Schere bei möglichster Vermeidung von Erschütterung ein Zellen enthaltendes Ende des Schlauches ab, dann gleiten die der verletzten Stelle benachbarten Zellen eine Strecke weit basalwärts, und der Schlauch kontrahiert sich auch soweit, aber eine energische Kontraktion der ganzen Kolonie wie bei der ruck- oder zugartigen Erschütterung tritt nicht ein. Ähnliches müssen wir auch für *Bacillaria* vermuten. Wir sahen, daß ein schwacher Reiz an irgendeiner Stelle der Kolonie nur einige Zellen zum verübergehenden Nebeneinandergleiten bringt, während die übrigen wahrscheinlich nicht erschütterten Zellen ruhig in auseinandergezogener Stellung verharren. Erst eine starke Erschütterung, bei der sicherlich auch alle Zellen der Kolonie erschüttert werden, läßt alle Individuen gegeneinander zu gleiten. Für die Annahme einer Reiz-

leitung von Zelle zu Zelle nach solchen äußeren Einflüssen liegt nach meiner Ansicht kein Grund vor.

Die Verkürzung und Wiederstreckung des Gallertschlauches können wir uns nur als passive Bewegung denken und folgendermaßen erklären. Entweder wird der Schlauch durch die Reibung der an der inneren Schlauchwand entlanggleitenden Individuen mitgezogen, oder die Verkürzung ist die unmittelbare Folge der nach der Basis zu stattfindenden Aufblähung durch die sich dort zusammendrängenden Zellen. Nehmen wir ferner an, daß der Schlauch seiner Gallertnatur entsprechend stark elastisch ist, — und dafür sprechen auch gewisse Beobachtungen Castracanes[1] — so wird entweder bei vollständiger Kontraktion oder bei vollständiger Streckung der Schlauch sich in einer Spannung befinden. Diese ist als Resultat der Arbeitsleistung sämtlicher Zellen zu betrachten, und die so aufgespeicherte Energie mag bei der gegenläufigen Bewegung wieder frei werden und dabei bis zu gewissem Maße die Ortsbewegung der Zellen unterstützen.

## III. Andre Schlauchdiatomeen.

Außer *Homoiocladia Martiana* habe ich noch eine Reihe ähnlicher Schlauchdiatomeen beobachtet, welche genau dieselbe Reaktionsfähigkeit besaßen wie jene. Es waren indessen meist kleinere Formen, deren Artzugehörigkeit ich noch nicht feststellen konnte; möglicherweise handelt es sich auch um Jugendformen von *Homoiocladia Martiana* selbst. So fand ich im März 1913 oft auf *Gracilaria confervoides*, die vor der Mergellina aus etwa 5 m Tiefe gefischt war, etwa 1 cm hohe pinselförmige Schlauchkolonien, die mit gemeinsamem Stiel an der Alge festsaßen. Eine andre weniger verzweigte aber ebenso große Form bildete im April 1913 in einem Bassin des Schauaquariums der zoologischen Station auf Steinen kleine Polster. Endlich habe ich im November 1913 in dem schmalen Kanal zwischen der Gaiola und dem gegenüberliegenden Ufer in etwa 2 m Tiefe ebenfalls auf Steinen eine ganz ähnliche, möglicherweise dieselbe Form wie im Aquarium gefunden. Ich sammele weitere Beobachtungen über solche Formen und zur Frage nach ihren Reizbewegungen und möchte mir vorbehalten, dann Genaueres darüber mitzuteilen. Vorerst seien als gemeinsame morphologische Merkmale aller der Formen mit solchen Reizbewegungen die Querrunzeln des Schlauches und die nadelförmige Gestalt der Zellen hervorgehoben.

Auch *Schizonema* und *Berkeleya* habe ich hinsichtlich ihrer Empfindlichkeit für mechanische Reize geprüft. Eine Form, die ich als *Berkeleya*

[1] Referat Bot. Ztg. l. c.

*rutilans* (Trent.) Grun.[1] bestimmte, bildete im Februar und März 1913 auf Sand- und Schlammgrund bei Santa Lucia und Mergellina in 1 bis 2 m Tiefe Massenvegetation. Sie zeigte in keiner Weise Reizbewegungen wie *Homoiocladia*, sondern nur autonome Bewegungen einzelner Zellen oder Zellreihen und keine Kontraktion der Schläuche. Verschiedene *Schizonema*-Arten, die ich nicht bestimmte, mit mehreren nebeneinanderliegenden Zellreihen im Schlauche zeigten niemals merkliche Bewegungen bei mechanischer Reizung. Derartige Formen fanden sich ebenfalls auf *Gracilaria confervoides* von der Mergellina im Frühjahr 1913 und etwas später auf Felsen über dem Niveau im Außengolf bei Baia und Ischia. Als gemeinschaftliche morphologische Merkmale aller dieser Formen ohne Reizbewegungen fielen die glatte Beschaffenheit der Gallerthülle und die verhältnismäßig große Breite der Zellen auf, die infolge dieses Baues nicht so befähigt scheinen, rasch aneinander vorbeizugleiten wie die *Homoiocladia*- und *Bacillaria*-Zellen.

## Zusammenfassung des Wichtigsten.

Die Kolonien von *Bacillaria paradoxa* und *Homoiocladia Martiana* nehmen unter gewissen Bedingungen Ruhestellungen ein, wobei die einzelnen Individuen so weit als möglich auseinandergezogen sind. Bei mechanischer Reizung einer in Ruhestellung befindlichen Kolonie nähern sich die einzelnen Individuen durch Nebeneinandergleiten. Die so zustandekommenden kontraktionsartigen Reizbewegungen der Kolonien sind in ihrer Stärke von der Stärke des Reizes und der Temperatur abhängig. Die Kolonie von *Bacillaria* geht nach entsprechender Reizung völlig aus der Reihenform in die Bandform über, während bei *Homoiocladia* die vollständige Reaktion in einer auf die Hälfte bis ein Drittel sich vollziehenden Verkürzung der Kolonie besteht. Die Reaktion erfolgt bei beiden Arten fast augenblicklich und ist bei *Bacillaria* nach wenigen Sekunden, bei *Homoiocladia* nach spätestens 2 Minuten vollendet. Nach kurzem Verharren in der gereizten (kontrahierten) Stellung erfolgt die Gegenreaktion, wobei durch Auseinandergleiten der Individuen die Kolonien ihre ursprüngliche reizempfängliche Ruhelage wieder einnehmen, falls kein neuer mechanischer Reiz stattfindet. Bei *Bacillaria* erfolgen gewöhnlich vor der endgültigen Einnahme der Ruhestellung mehrere hin- und rückläufige Gleitbewegungen der ganzen Kolonie, welche bei fortgesetzter Reizung auch dauernd ausgeführt werden. Die Umkehr der

[1] Vgl. DE TONI, Syll. Alg. II. (1891.) S. 297. Demnach: *Schizonema Dillwynii* Grev. KÜTZING, Diatom. (1844.) Taf. 26. III.

Bewegungsrichtung tritt nicht unmittelbar nach einem mechanischen Reiz ein, sondern erfolgt nach Einnahme der extremen Stellungen durch innere Ursachen. In ungestörtem Zustande führen die Kolonien von *Bacillaria paradoxa* tagesperiodische Bewegungen aus, indem sie während der Tagesstunden vorzugsweise ausgestreckte, während der Nachtstunden dagegen vorzugsweise kontrahierte Stellung einnehmen. Außer diesen auf Reiz hin erfolgenden Bewegungen führen stets einzelne Kolonien von *Bacillaria* sowie einzelne Individuen innerhalb der Kolonien von *Homoiocladia* Ortsbewegungen aus, die anscheinend unabhängig von äußeren Reizen verlaufen und deshalb als autonome Bewegungen von den Reizbewegungen zu unterscheiden sind. *Schizonema* und *Berkeleya* besitzen nur autonome Bewegungen einzelner Individuen innerhalb der Kolonien; hier konnten keine Reaktionen der Individuen oder Kolonien auf mechanische Reize beobachtet werden.

---

Gemäß der Müller'schen Theorie können wir annehmen, daß das extramembranöse Plasma bei den oben beschriebenen Ruhelagen der Kolonien von *Bacillaria* und *Homoiocladia* keine Bewegung ausführt, diese erst nach einem mechanischen Reiz beginnt und nach vollendeter Gegenreaktion wieder endet. Dies möchte ich mit Reizerscheinungen bei höheren Pflanzen vergleichen. Blattzellen von *Elodea*, *Vallisneria* oder andern Wasserpflanzen zeigen unter normalen Verhältnissen keine Protoplasmabewegung. Erst nach einem Reiz infolge Verwundung oder Druck kommt die Bewegung in Gang. Soweit es sich also um die Reaktion der Zelle handelt, bieten beide Erscheinungen große Ähnlichkeit, während sie natürlich in andern Punkten wesentlich voneinander abweichen. Auch mit den seismonastischen Bewegungen der *Mimosa pudica* haben die Reizbewegungen unsrer Diatomeenkolonien im Effekt manche Ähnlichkeit. Sie sind unter dieselben Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich zu zählen, wenn sie auch hinsichtlich ihrer Mechanik nicht miteinander zu vergleichen sind; denn jene sind Reizbewegungen eines einzelnen Organs, diese die sich zur Reizkontraktion der ganzen Kolonie summierenden Ortsbewegungen vieler Individuen. Weitere Unterschiede zwischen *Mimosa* und unseren Diatomeenkolonien liegen im Reaktionsmodus, denn dort haben wir eine »Alles-oder-Nichts«-Reaktion, hier entspricht die Stärke der Reaktion der Stärke des Reizes.

Neapel, Zoologische Station, im Dezember 1913.

## Erklärung der Abbildungen auf Tafel 1.

Fig. 1—3. *Bacillaria paradoxa.* Eine Kette vieler Kolonien in ausgestreckter Ruhestellung in der Beobachtungsküvette. Nat. Gr. 6. Okt. 1913, um 3.45 nachm. (Unten als Substrat: *Valonia*-Polster. Die wenigen stärkeren Fäden darüber sind *Derbesia*-Sprosse, an denen die *Bacillaria*-Kolonien festhängen.) Dies Objekt wurde um 3.48 durch Aufstoßen des Substrates erschüttert.

Fig. 2. Um 3.49 haben die Kolonien Bandform angenommen und sich dabei zu einem dichten Knäuel zusammengeballt. Im weiteren Verlaufe des Versuches löste sich leider ein kleiner oberer Teil der Kolonien los und stieg an die Oberfläche.

Fig. 3. Um 4.02 haben die zurückgebliebenen Kolonien die ausgestreckte Ruhestellung wieder eingenommen.

Fig. 4—10. *Homoiocladia Martiana.* Fig. 4. Größerer Rasen in gereiztem Zustande (kontrahiert). 11. März 1913, 2.41 nachm. 21° C. (Substrat: *Champia parvula*, *Laurencia obtusa* u. a. Algen.) Das Objekt liegt in flacher Glasschale, der mitphotographierte Zentimetermaßstab unmittelbar unter der Glasschale; letzterer möge die Größe und Stellungsänderung des Objektes illustrieren.)

Fig. 5. Derselbe Rasen nach Vollendung der Gegenreaktion wieder in ausgestreckter reizempfänglicher Ruhestellung um 2.51.

Fig. 6—10. Kleiner Rasen auf Fragment von *Udotea* mit *Melobesia* in aufeinanderfolgenden Aufnahmen vor und nach einer Erschütterung. 14. Febr. 1913. Nat. Größe.

Fig. 6. Der Rasen in ausgestreckter Stellung um 1.58 nachm. (19° C). Erschütterung erfolgte um 2.01.

Fig. 7. Um 2.03 hat der Rasen seine Reizbewegung vollendet und ist jetzt kontrahiert.

Fig. 8. Um 2.06′ 30″ ist der Rasen während der Gegenreaktion wieder halb ausgestreckt.

Fig. 9. Um 2.13′ 15″ ist der Rasen fast völlig wieder ausgestreckt und reizempfänglich.

Fig. 10. Um 3.01, nach etwa dreiviertelstündiger Ruhepause also, haben sich die Schläuche noch langsam etwas weiter ausgestreckt und gelockert.

Verlag R. FRIEDLÄNDER & SOHN in BERLIN N.W. 6, Karlstr. 11.

# Die sanitarisch-pathologische Bedeutung der Insekten und verwandten Gliedertiere

## namentlich als Krankheits-Erreger und Krankheits-Überträger

**Zyklus von Vorlesungen, gehalten an der Universität Bern**

von

**Prof. Dr. Emil A. Göldi**

Ein Band von 155 Seiten groß-8. mit 178 meist Original-Figuren. **Preis M. 9.—**

INHALT: Vorwort — Einleitung. Kapitel I. Stechende, beißende und brennende Insekten und Gliedertiere. — Kapitel II. Parasitische Insekten und Gliedertiere: a) gelegentliche Blutsauger; b) professionelle Blutsauger und Gewebefresser. — Kapitel III. Insekten und andere Gliedertiere als Krankheitsüberträger. — Sachregister.

Aus der Vorrede: Vorliegendes Büchlein ist aus der Praxis des akademischen Unterrichtes herausgewachsen. Bei dem Vorlesungszyklus „Ausgewählte Kapitel aus der Bionomie und Biologie der Tiere", welchen ich an hiesiger Universität seit 1907 abhalte, habe ich bald dasjenige Kapitel, in welchem ich „Die pathologisch-sanitarische Bedeutung der Insekten" in etwas ausführlicherer Art und Weise darzustellen versuchte, als ein solches kennen gelernt, das in den Kreisen der Studierenden besonders Anklang fand. Auf dem Grenzgebiet der Zoologie und der Medizin liegend, kam es nämlich beiden Disziplinen gleichzeitig zustatten, indem es für den normalerweise schon stark belasteten Lehrstoff nach beiden Seiten hin eine willkommene Entlastung brachte. Die Entlastung schien mir bei Lehrern und Hörern um so angenehmer empfunden zu werden, als dieses Gebiet durch gewisse, früher kaum geahnte Faktoren innerhalb der letzten zwei Dezennien gewaltig an Umfang und Tiefe gewachsen ist und, an praktischer Wichtigkeit fortwährend zunehmend, Dimensionen eines eigenen Wissenszweiges angenommen hat. Dementsprechend erheischt es von der Lehrtätigkeit ein steigendes Maß von Zeit und Aufmerksamkeit, ein größeres, als es von dem bisherigen Rahmen des Studienprogrammes zoologischen und medizinischen Unterrichtes an unseren Hochschulen vorgesehen war.

**Verlag R. FRIEDLÄNDER & SOHN in BERLIN N.W. 6, Karlstr. 11.**

Soeben erschien in unserem Kommissionsverlage **vollständig:**

# Biologie der Eupithecien

von

**Karl Dietze**

Jugenheim an der Bergstraße

2 Teile in Folio

I. Abbildungen: 82 Tafeln in Farbenlichtdruck nach den Originalen des Verfassers (68 Raupen- und Puppentafeln, 11 Schmetterlingstafeln, 3 Eiertafeln). II. Text: 173 Seiten mit 4 Tafeln (2 Raupen- und 2 Schmetterlingstafeln).

Tafeln in Stoffmappe, Text in Leinwand gebunden.

**Preis vollständig M. 140.—**

Einige wenige Exemplare des Textes ohne die 4 Tafeln sind zum Preise von **M. 25.—** käuflich.

Die farbigen Raupen- und Puppentafeln sind von schönster Ausführung; jede Farbenabstufung der vielfach vergrößerten Raupenbilder ist auf das sorgfältigste wiedergegeben. Das gesamte Abbildungsmaterial steht auf wahrhaft künstlerischer Höhe.

---

# Grundzüge der Mikroskopischen Technik für Zoologen und Anatomen

von

**A. B. Lee** und **Paul Mayer**

in Baugy-Clarens in Neapel

Vierte Auflage. 1911. Ein Band von VII und 515 Seiten in Oktav.

Preis broschiert **M. 15.—**, in Leinwand gebunden **M. 16.—**.

**Weitere Besprechungen:**

**A. Schuberg** im „Zoologischen Zentralblatt" Jahrg. 18, Nr. 23/24:

Das ausgezeichnete Buch ist zu bekannt und verbreitet, als daß die vierte Auflage eine besondere Empfehlung bedürfte.

**M. Wolff** im „Centralblatt für Bacteriologie u. Parasitenkunde" 1912:

Das Werk ist ebensosehr in den Händen der Zoologen und Anatomen, wie in den Händen der Botaniker und Bakteriologen das für das tägliche Arbeiten unentbehrliche Hand- und Nachschlagewerk. — Es sei noch ausdrücklich auf das wieder ganz musterhaft sorgfältige und eingehende Register hingewiesen, daß ein außerordentlich bequemes und schnelles Arbeiten gewährleistet und an sich schon einen Begriff von der erschöpfenden Behandlung des Stoffes gibt, die kaum anderswo in so praktischer Form geboten worden ist.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

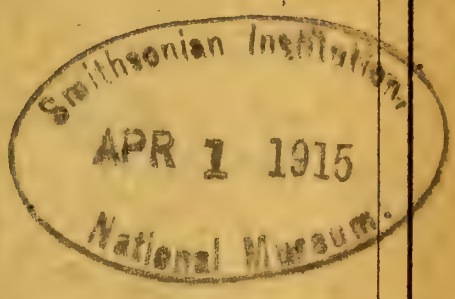
## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

**22. Band, Nr. 3.**

**Tullio Terni,** Studio sulle larve atipiche (blastule permanente) degli Echinoidi. Analisi della limitata equipotenzialità dell' uovo di Echinoide

pag. 59—98. Con 6 figure nel testo e la Tavola 2.




BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1914.

*Ausgegeben den 12. November 1914.*

# Ricerche sulle larve atipiche (blastule permanenti) degli Echinoidi.

(Analisi della limitata equipotenzialità dell' uovo di Echinoide)

di

**Tullio Terni,**

Assistente nell' Istituto Anatomico della R. Università di Sassari.

Con 6 figure nel testo e la Tavola 2.

## Sommario.

pag.

Cap. I. Sulla morfologia dell' eterogeneità polare dell' uovo di Echinoide 60
» II. Materiale e metodi di ricerca . . . . . 61
» III. Generalità sulle larve atipiche . . . . . 63
» IV. Le larve atipiche prodotte dallo sviluppo di blastomeri isolati. . 76
» V. Le larve atipiche prodotte dallo sviluppo di frammenti di uovo.
1° Esperienza di Morgan. . . . . 79
2° Esperienza di Boveri . . . . . 80
» VI. Considerazioni sulla biologia delle larve atipiche . . . . . 81
» VII. Parte generale . . . . . 85
Elenco bibliografico. . . . . 96

Allo scopo di indagare sull' esistenza o meno di una qualche eterogeneità sostanziale dell' uovo di Echinoderma, legata a manifestazioni morfogenetiche, si è proceduto per due diverse vie: quella della analisi morfologica e quella additata dai metodi della embriologia sperimentale.

Le note ricerche di Boveri sono in parte riuscite a dare una base obbiettiva ai limiti che soffre la equipotenzialità armonica ammessa da Driesch per l'uovo di Echinodermi — la quale è espressa dalla regolabilità verso l'intero di porzioni isolate dall' uovo infecondato, fecondato, segmentante, blastulato. Come è noto, codesti limiti, oltre che quantitativi (*Pluteus* solo fino al $^1/_4$, gastrula fino al $^1/_{32}$ dell' uovo, isolati) sono qualitativi: nel senso che non — per esempio — da tutti i 32 blastomeri dello stadio a 32 si può sempre avere (eccettuato pei micromeri che non gastruleggiano mai) la larva invaginata. Questa impotenza di certe parti dell' uovo a svilupparsi in un tutto normale è stata da Boveri messa

in rapporto coll' esistenza, nell' uovo insegmentato e segmentante, di una stratificazione, nel senso dell' asse, di sostanze diverse, le quali, se disturbate nella loro mutua seriazione, tendono — è vero — a riassettarsi nella loro disposizione primitiva, ma che, se alcuna di loro venga a mancare nel frammento o nel blastomero isolato, non sono capaci di sostituire l'assente nella differenziazione morfogenetica dei primi abbozzi.

Colle presenti ricerche mi sono proposto di studiare la biologia di strani organismi, che insorgono talvolta nello sviluppo di germi quantitativamente diminuiti — la di cui produzione sembra essere direttamente collegata all' esistenza dei limiti qualitativi da cui è infirmata l'equipotenzialità del germe di Echinoide.

Collo studio di codesti organismi, oltre a porre in evidenza dei fatti che posseggono un interesse intrinseco, mi è stato possibile di condurre un' analisi utile della limitata equipotenzialità dell' uovo di Echinoide.

## Cap. I°

## Sulla morfologia dell' eterogeneità polare dell' uovo di Echinoide.

Mentre per molti Echinoidi non è stato possibile di stabilire l'esistenza di una qualche eterogeneità sostanziale dell' uovo, per taluni invece è stata rintracciata una polarità dell' uovo a esponente morfologico più o meno chiaro.

Nel caso dell' *Arbacia* illustrato da Morgan ('94), la emigrazione del pigmento dal territorio potenzialmente micromerico si stabilisce solo nello stadio a due blastomeri. Le osservazioni di Wilson e Mathews ('95) che hanno mostrato come la posizione eccentrica del nucleo di segmentazione segni la futura polarità in senso vegetativo-animale dell' uovo di *Toxopneustes*, non depongono per una vera eterogeneità sostanziale dell' uovo, bensì per una polarità a base per cosi dire fisica, energetica forse — della quale non è chiaro il significato di localizzazione morfogenetica.

Le ricerche di Boveri ('01 a, b) hanno rettificato e ampliato le osservazioni di Selenka ('83) sulla polarità a chiaro esponente morfologico delle uova di *Strongylocentrotus*. In esse è dimostrabile, or con maggiore or con minore evidenza, uno strato annulare di pigmento rosso situato alla superficie dell' uovo perpendicolarmente al suo asse (per il quale asse viene a passare il primo solco di segmentazione). Per la presenza di codesta fascia l'uovo resta diviso in 3 zone: 1ª, dall'equatore (limite approssimativo superiore dell' anello di pigmento) in su = emisfero animale, cioè futuro ectoderma della larva; 2ª, zona del pigmento, che occupa larga parte dell' emisfero vegetativo = futura parte

invaginantesi della blastula; 3ª, polo apigmentato = futura regione micromerica e, consecutivamente, mesenchima primario.

Successivamente Garbowski ('05) ha tentato di infirmare l'importanza delle osservazioni compiute da Boveri, asserendo che nell' uovo di *Strongylocentrotus* l'anello di pigmento non è affato legato indissolubilmente all' esistenza di diversi materiali morfogenetici stratificati lungo l'asse; poichè in certi casi l'anello di pigmento, invece che equatoriale, sarebbe disposto quasi meridionalmente rispetto al polo micromerico. Nega perciò al pigmento dell' uovo di *Strongylocentrotus* le qualità di materiale morfogenetico (asserzione del resto questa che neanche Boveri aveva pronunciato, in quanto immaginava che il pigmento stesso fosse solo sintomo, esponente di una struttura stratificata dell' uovo in questione).

Interessanti sono le ricerche istologiche condotte da Jenkinson ('11) sull' uovo di *Strongylocentrotus*. Questo Autore ha osservato che, a maturazione compiuta, un nuovo fattore viene ad accentuare la struttura polare già abbozzata dall' allungamento del corpo cellulare e dalla formazione del micropilo, stabilitisi nel periodo di accrescimento; codesto fattore è rappresentato dall' accumulo di uno speciale materiale granuloso in vicinanza del polo animale. Entro questo materiale, secondo l'Autore di origine nucleare, giace dapprima il pronucleo femminile. Jenkinson ritiene che la polarità da lui dimostrata rappresenti la base delle differenziazioni in senso polare che avvengono durante lo sviluppo — malgrado che in istadii avanzati non siano più reperibili le caratteristiche strutturali del polo animale. Questa struttura polare dell' ovocita chiarisce, secondo l'Autore, il diverso comportamento evolutivo dei blastomeri animali e vegetativi isolati.

Più oltre saranno da me esaminati e discussi, alla stregua delle mie osservazioni, i principali fatti desunti da altri (Driesch, Boveri) coi metodi dell' embriologia sperimentale, i quali parlano o meno per l'esistenza nell' uovo di Echinoide di un substrato ooplasmatico eterogeneo nei varii distretti, legato a polarità morfogenetica dell' uovo stesso.

## Cap. II°

## Materiale e metodi di ricerca.

Ho eseguito le mie ricerche nella Stazione zoologica di Napoli durante il trimestre Settembre-Novembre 1913; ringrazio sentitamente il Prof. R. Dohrn, per avermi cortesemente concesso — in mancanza di un posto ordinario — un posto straordinario di studio.

Ho usato come materiale le uova di *Strongylocentrotus lividus*, le quali sono provviste della caratteristica zona circolare pigmen-

tata[1]), descritta da Boveri ('01 b) nelle uova della stessa specie raccolte a Villefranche. Ho esaminato le uova di alcune centinaia di *Strongylocentrotus*; in non pochi soggetti il pigmento è cosi scarso o di colore cosi tenue che appena è visibile. In taluni casi poi — evidentemente per la poca intesità del colore — non si apprezza l'esistenza della fascia pigmentata.

Mi sono servito dei varii metodi classici della embriologia sperimentale degli Echinodermi, allo scopo di ottenere dei germi parziali da porzioni di uova insegmentate o segmentanti. Preciserò ora brevemente le modalità dei metodi usati, affinchè il lettore sappia a quale metodo intenda di alludere allorquando nel corso dell' esposizione indicherò per brevità, con un nome di Autore, un determinato processo sperimentale.

I°. Frammentazione di uova vergini e successiva fecondazione dei frammenti. Questa esperienza, tentata per la prima volta de O. e R. Hertwig ('87), è stata ripresa da Boveri nelle sue classiche ricerche ('89, '95). Altri Autori che usarono questo metodo furono Morgan ('95 b), Driesch ('96 b) e Delage ('99). Indicheremo questo metodo come esperienza di Boveri, senza pregiudizio della presenza o meno del nucleo nel frammento d'uovo da fecondare. Al solito, abbiamo ottenuto i frammenti d'uovo mediante l'energico scuotimento delle uova in una provetta con poca acqua marina. Quindi, dopo ripetuti lavaggi alternati con sedimentazioni dei frammenti per 2—3 ore, fecondazione con opportuna quantità di sperma, lavaggio accurato e passaggio delle uova in grandi vasi di vetro contenenti 1—3 litri di acqua marina presa a grande distanza dalla costa, precedentemente riscaldata a 70°, filtrata e aereata.

II°. Frammentazione di uova fecondate. Morgan ('95 a) ha osservato che, scuotendo con forza le uova subito dopo la formazione della membrana di fecondazione, esse si allungano in lunghi budelli, che con grande facilità si rompono in frammenti di ogni dimensione. Driesch si è servito di questo stesso metodo nel '98, mentre in ricerche anteriori aveva ottenuto delle larve parziali frammentando le uova un'ora circa dopo le fecondazione ('96 b). Indicheremo come esperienza di Morgan,

---

[1]) Anche Boveri, dopo aver ritenuto ('01 b) (indirettamente — in base ad osservazioni negative di altri Autori) che le uova di Napoli fossero apigmentate, ha ulteriormente ('03) osservato che nelle uova degli *Strongylocentrotus* di Napoli esiste invece — come in quelle di Villefranche — un anello di pigmento, il di cui colore ha però una intensità variabilissima.

Anche nelle uova di *Strongylocentrotus* raccolti nel Dicembre 1913 a Porto Torres (Sardegna) esiste la zona annulare pigmentata — più spesso forse intensamente colorata di quel che io non abbia osservato a Napoli.

la frammentazione delle uova operata collo scuotimento subito dopo la fecondazione. Per il trattamento ulteriore dei frammenti, vedi le norme indicate in I°.

III°. Separazione dei blastomeri. Le uova, liberate dalla membrana di fecondazione collo scuotimento (Driesch), venivano, dopo lavaggio ripetuto, gettate in un recipiente di grande calibro contenente una notevole quantità di acqua di mare artificiale priva di calcio, preparata secondo le norme indicate da Herbst ('00). Toglievo le uova da codesto liquido nei diversi stadii della segmentazione, seguendo le indicazioni di Driesch ('00), in modo da ottenere le larve del valore germinale desiderato. Indicheremo questo procedimento col nome di esperienza di Driesch-Herbst.

Vennero condotte circa 50 serie di esperienze. In molte di esse veniva diviso il materiale proveniente da uno stesso *Strongylocentrotus* ♀ in 4 lotti: il primo per l'esperienza di Boveri, il secondo per l'esperienza di Morgan, il terzo per l'esperienza di Driesch-Herbst (da cui poi si traevano in sottordine le culture dei blastomeri isolati nei diversi stadii); il quarto pei controlli (di uova integre o di uova intere private della membrana collo scuotimento).

Ciascuna serie di esperienze comprendeva in sè l'esperienza di Morgan e quella di Driesch-Herbst; in numerose serie venne omessa l'esperienza di Boveri (per essermi imbattuto in uova difficilmente frammentabili e non volendo spingere lo scuotimento delle uova oltre un certo limite di energia). Solo in poche esperienze di Driesch-Herbst vennero fatti sviluppare da un singolo lotto i blastomeri separati $^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_8$, $^1/_{16}$, $^1/_{32}$ e $^1/_{64}$; nella maggior parte dei casi si dette la preferenza ad alcuni piuttosto che ad altri valori germinali. Il numero su indicato di esperienze si riferisce a quelle nelle quali è avvenuta una segmentazione normale: cioè senza traccia di polispermia.

## Cap. III°

## Generalità sulle larve atipiche.

### 1°

Facendo sviluppare germi di Echinoidi di dimensioni sperimentalmente diminuite, si producono talvolta delle larve di una morfologia affatto caratteristica, che fino ad oggi non hanno costituito in modo esplicito oggetto di studio. Intendo parlare delle cosi dette »blastule vegetative« o »blastule permanenti« (*Dauerblastula*), le quali attrassero

per la prima volta, credo, l'attenzione di Driesch ('92a). Ma poichè è stato in seguito dimostrato in esperienze di isolamento di blastomeri (R. Zoja, Driesch), che gli organismi in questione derivano specialmente dai blastomeri di quell' emisfero che le ricerche di Boveri ('01) hanno irrefutabilmente dimostrato essere quello animale, sarebbe oggi piuttosto giustificata l'adozione del termine di »larve animali«. Tuttavia, poichè — come risulterà dall' esposizione delle mie ricerche — alla costituzione dei germi che a codesti organismi danno origine, possono intervenire anche materiali appartenenti all' emisfero vegetativo, preferiamo di adottare il termine più generale, ma meno impreciso, di »larva atipica«.

Driesch ('92a) descrive la formazione di queste larve come il destino possibile di un blastomero isolato nello stadio a 4 dell' *Echinus*: blastule chiare, immobili, che vivevano a lungo senza trasformarsi. In una di esse, che fu seguìta per 12 giorni, si formò in un territorio limitato un lungo ciuffo di ciglia.

Zoja ('95) ha sorpreso l'insorgenza della larva atipica dall' intero cumulo dei mesomeri, isolato nello stadio a 16, di *Strongylocentrotus* e la descrive con grande precisione. «Essa [la blastula atipica] in breve assume un carattere diverso da quello della blastula normale; la parete è costituita talvolta di cellule uniformi, ma più di frequente una parte di essa (una metà circa) è formata da un epitelio colonnare ed è assai più ispessita dell' altra formata di cellule piatte. Sempre poi vidi la blastula proveniente da soli mesomeri caratterizzata da ciglia straordinariamente lunghe e fitte; la loro lunghezza è talvolta tale da oltrepassare il doppio del diametro della blastula. Se nella blastula si distinguono le due porzioni, più e meno ispessita, è sempre quella che porta le lunghe ciglia. Nella blastula si vedono immigrare delle cellule tondeggianti granulose. Queste blastule vissero anche molti giorni senza mai ulteriorimente svilupparsi».

Driesch ('00), nelle sue ulteriori esperienze di isolamento dei blastomeri, ha ottenuto delle larve atipiche in *Echinus* e *Sphaerechinus* dai blastomeri animali dello stadio a 8 e dai mesomeri dello stadio a 16: blastule permanenti, immobili, lungociliate, con una porzione della loro parete ispessita.

Boveri ('01a) ha osservato — facendo sviluppare frammenti di uovo appartenenti al polo animale (privi di pigmento) di *Strongylocentrotus* — una blastula, i di cui caratteri descritti corrispondono forse a quelli di una larva atipica.

Driesch ha ottenuto ('02), concordemente ai resultati di R. Zoja, una notevole percentuale di larve atipiche, facendo sviluppare la metà animale dell' uovo di *Echinus* nello stadio a 8. Successivamente ('03)

Driesch riferisce che larve atipiche si sono originate dallo sviluppo dei $^1/_4$ isolati (una sola) e dei macromeri prima del tempo ottenuti sperimentalmente in *Echinus* nello stadio a 8, isolati. Ulteriormente accenna alla produzione delle note larve immobili con lunghe ciglia rigide, per sviluppo dei $^1/_4$, degli $^1/_8$, dei $^2/_8$ e $^3/_8$ animali di *Echinus*, isolati.[1])

Ricorderò poi che Wilson ('03) ha osservato che in un Nemertino, il *Cerebratulus*, le larve di un valore germinale minore di $^1/_4$ spesso non gastruleggiano, ma si sviluppano in blastule le quali — secondo l'A. — ricordano le blastule permanenti degli Echinodermi; altrettanto avviene talvolta delle larve che provengono da piccoli frammenti di blastula.

* * *

Il modo di formazione delle larve atipiche è identico nelle varie esperienze di riduzione del materiale germinale dell' uovo di *Strongylocentrotus*. Il momento nel quale si delinea il primo accenno alla via diversa dalla normale che la larva parziale è destinata a seguire, è lo stadio della blastula già da qualche ora liberata dalla membrana, natante alla superficie, alla soglia della formazione del mesenchima primario: cioè in un periodo che dista di 10—14 ore (temperatura autunnale) dall' attimo della fecondazione. Si nota adunque che, accanto alle blastule totali e parziali (queste ultime al di sopra di una certa grandezza) le quali vanno abbozzando un mesenchima normale per localizzazione e per cospicuità [secondo Driesch ('00) proporzionale aritmeticamente quest' ultima al valore germinale[2])], vi sono delle blastule le quali — nonostante che la loro grandezza sia spesso superiore a quella di altre larve parziali (nelle esp. di Boveri e di Morgan) che apparentemente seguono una via tipica — non mostrano traccia di abbozzo mesenchimale, oppure, talvolta, ne formano disordinatamente. Queste blastule hanno un aspetto chiaro trasparentissimo e, fin dal loro primo accenno alla deviazione dal tipo

---

[1]) Herbst ('04) ha ottenuto, sottraendo l'ione $SO_4$ e aumentando la concentrazione del Ca nel mezzo ambiente, delle larve totali di *Echinus* che assomigliano straordinariamente a queste blastule atipiche. Le interessanti ricerche di H. non saranno qui esaminate a fondo, come si converrebbe, perchè le conobbi solo allorquando questo mio lavoro era impaginato [Nota agg. durante la correz.].

[2]) Più tardi Driesch ('05) ha posto delle limitazioni a questo modo di vedere, nel senso che in certi casi di larve parziali $^1/_2$ e $^1/_4$ da blastomeri isolati, il numero delle cellule mesenchimali può essere di molto superiore a quello calcolato teoricamente, talvolta anche inferiore. Nel caso che sia = 0, allora insorge spesso la blastula atipica (dal $^1/_4$ isolato). Driesch non dice però se nei casi di numero di cellule mesenchimali notevolmente inferiore o superiore a quello che avrebbe dovuto essere teoricamente, si sia avuta la produzione di una larva affatto normale.

normale, mostrano la caratteristica di essere mobilissime. Per un certo tempo (circa per un giorno) queste larve rimangono abitualmente galleggianti e natanti. Durante codesto periodo di vita planctonica, quelle larve che sono destinate a divenire le caratteristiche blastule atipiche, cominciano a cambiare alquanto i loro caratteri di blastula fin qui non molto diversa dalla norma. Si determina il differenziamento di un polo, che è quello anteriore nel movimento della larva, mediante l'ispessimento della parete blastulare in quella località e il provvedersi, per parte delle cellule del tratto ispessito, di lunghe ciglia che ondeggiano nel moto progressivo della larva. Parallelamente a codesta differenziazione del polo anteriore, il moto della blastula atipica modifica il suo tipo; diviene tale che le larve compiano dei lunghi tratti rettilineari — mentre che, come è noto, le larve tipiche progrediscono a zig-zag, con frequentissimi ritorni delle larve sui loro passi e con roteamento non uniforme attorno all' asse della blastula o della gastrula. Anche il movimento di rotazione sull' asse di direzione è nelle larve atipiche molto più regolare; esse ruotano su loro stesse rapidamente quasi sempre in uno stesso senso; in modo che progrediscono come un proiettile che esca da una canna rigata.

La parte non differenziata della parete della blastula atipica conserva lo spessore primitivo, oppure si assottiglia ulteriormente.

Herbst ('92), d'accordo con altri Autori, ritiene che il polo animale della blastula normale di *Echinus*, ispessito e munito di lunghe ciglia, serva a regolare la direzione del moto delle larve; ha poi osservato che le blastule, le quali in presenza di un eccesso di K Cl nell' acqua marina formano uno spesso bottone al polo anteriore munito di ciglia, perdono successivamente le ciglia — forse perchè è sufficente il solo ispessimento esagerato della parete a dirigere il moto della blastula. È probabile che, in accordo con quanto avviene normalmente e sperimentalmente nell' *Echinus*, il notevole ispessimento anteriore della parete della blastula atipica di *Strongylocentrotus*, unitamente alla presenza delle lunghe ciglia, sia la causa determinante del caratteristico spostamento rettolineare della larva stessa. Come è noto, anche le gastrule normali di *Strongylocentrotus* hanno il polo anteriore o animale notevolmente spesso e munito di un ciuffetto di lunghe ciglia; interessante è che una differenziazione in questo senso avvenga, ed anzi con una particolare intensità, già nello stadio di blastula — in quelle larve che son destinate a divenire decisamente atipiche.

Nelle blastule atipiche il caratteristico pigmento rossastro dell' emisfero vegetativo (vedi Cap. I) dell' uovo è irregolarmente distribuito sulla parete blastulare, oppure è affatto assente (in talune larve di basso valore germinale, che pur provengono da uova ben pigmentate). Allo stesso modo che nelle larve totali[1]) (cfr. Boveri '01 a), nelle blastule parziali destinate ad evolversi normalmente, il pigmento è invece sempre presente nelle cellule che costituiscono l'emisfero vegetativo, eccezion fatta per la calotta polare di esso; nelle gastrule parziali normali poi sempre l'intestino primitivo e il mesenchima secondario sono pigmentati (nei germi provenienti da uova ben pigmentate), mentre il mesenchima primario è nettamente apigmentato[2]).

La porzione ispessita della blastula atipica è d'ordinario priva di pigmento; le cellule che emigrano nella cavità blastulare (da siti non ben localizzati della parete) sono apigmentate. In complesso si può dire che nella blastula atipica, parallelamente ad una irregolare ed aleatoria distribuzione del pigmento caratteristico, manca un netto e limitato territorio mesenchimogeno.

---

Dopo circa un giorno di vita galleggiante (due giorni circa dalla fecondazione) presso a poco quando le larve totali sono giunte allo stadio di *Pluteus*, le larve atipiche, provviste dei caratteri che siamo andati descrivendo, che nel frattempo sono aumentate in grandezza, cominciano ad attenuare la vivacità dei loro movimenti. A poco a poco — con notevoli differenze di tempo da esperienza ad esperienza — si lasciano cadere al fondo del recipiente.

Ciò avvenuto, la morfologia di queste larve si mantiene per molti giorni ancora invariata; anzi, si accentuano in un primo tempo i caratteri che durante la vita planctonica erano andati delineandosi nelle larve stesse. Immobili divengono le lunghe ciglia impiantate sulla larva in corrispondenza del suo emisfero ispessito; quest' ultimo aumenta sovente ancora di spessore, mentre la porzione della parete assottigliata diviene ancora più sottile che per l'addietro. La grandezza delle larve sembra aumentare ancora. Naturalmente tutto ciò è ben chiaro nelle blastule di dimensioni non troppo esigue.

---

[1]) Non ho mai osservato alcuna di quelle anomalie di polarità riferite da Garbowski (vedi pag. 61).

[2]) Aggiungo che ho ottenuto molto spesso tanto nell' esperienza di Boveri che in quella di Morgan, dei frammenti anche assai piccoli (diametro $< {}^1/_2$ diametro dell' uovo intero), nei quali si era determinato un perfetto riassettamento della stratificazione del pigmento — sì da sembrare quasi delle uova in miniatura (cfr. Boveri '01a).

L'aspetto delle larva rimane chiaro, trasparente; manca ogni traccia del pigmento rosso — che perciò è venuto verosimilmente a scomparire (nei casi nei quali precedentemente esisteva) nel periodo terminale della vita natante della larva. Sul fondo, la blastula atipica si sposta dapprima con piccoli movimenti, per il vibrare delle piccole ciglia

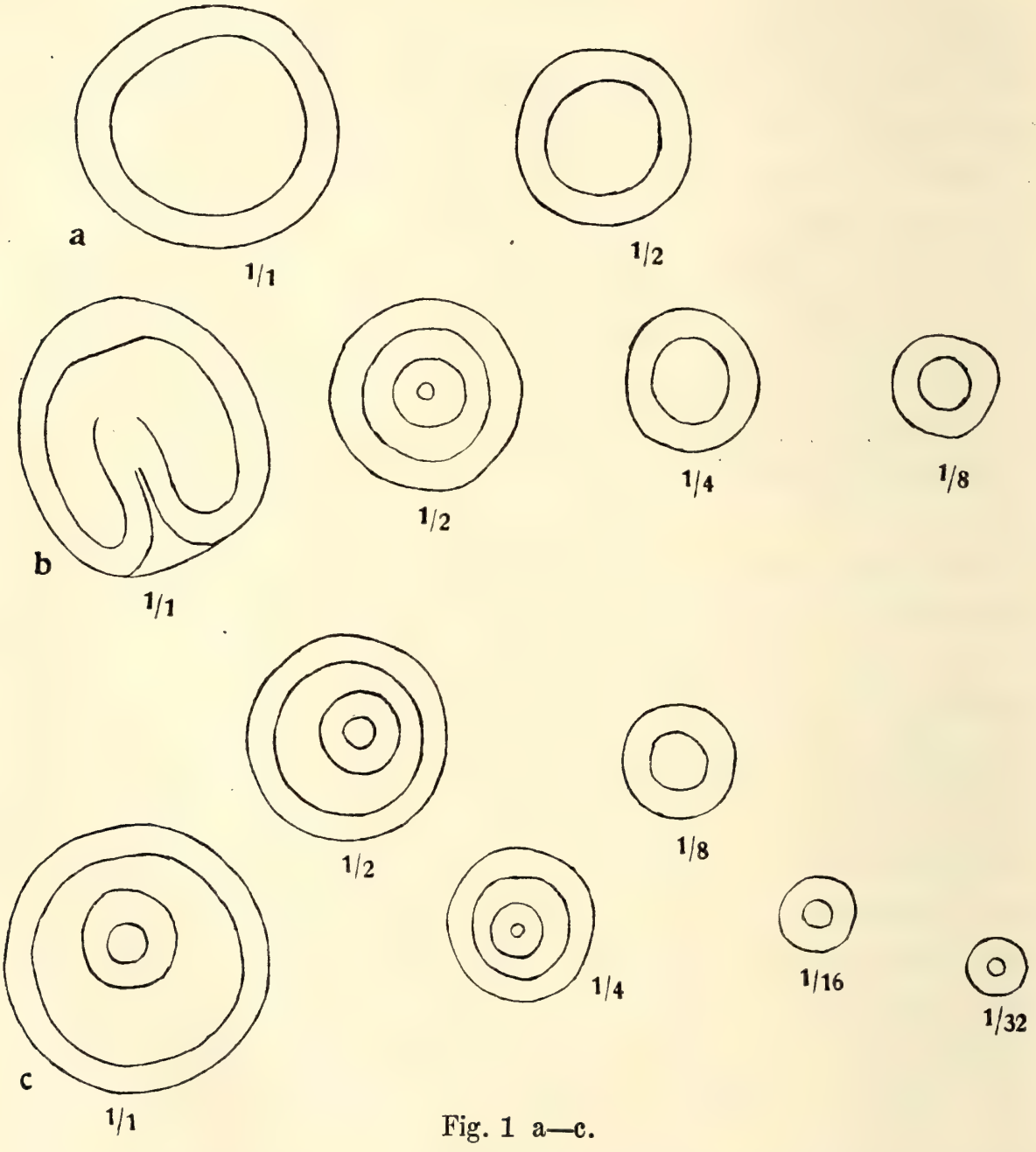



Fig. 1 a—c.

Fig. 1a—c. Larve tipiche di *Strongylocentrotus*, totali e parziali, in stadii progressivi di sviluppo, provenienti da uova di una stessa ♀. Accanto ad ogni larva è indicato il rispettivo valore germinale. *a*) 21 ore dopo la fecondazione; *b*) 24 ore dopo la fecondazione; *c*) 27 ore dopo la fecondazione. Non è raffigurato il mesenchima. Ingr. 350× circa[1]).

1) Le figure 1—5 nel testo furono disegnate coll' aiuto della camera lucida Zeiss da larve viventi o preventivamente rese immobili coll' aggiunta sul portaoggetti di tracce tenuissime di una miscela osmio-cromica. Nella riproduzione la grandezza delle figure venne ridotta di $^1/_5$ circa.

inserite sull' emisfero assottigliato della parete; nella loro immobilità, le lunghe ciglia portate anteriormente acquistano un aspetto rigido e sembrano più grosse che per l'addietro.

Mentre abitualmente le larve dopo un certo periodo divengono pressochè immobili al fondo, in taluni casi ho osservato un rapidissimo roteare della larva, accompagnato da scarsa progressione.

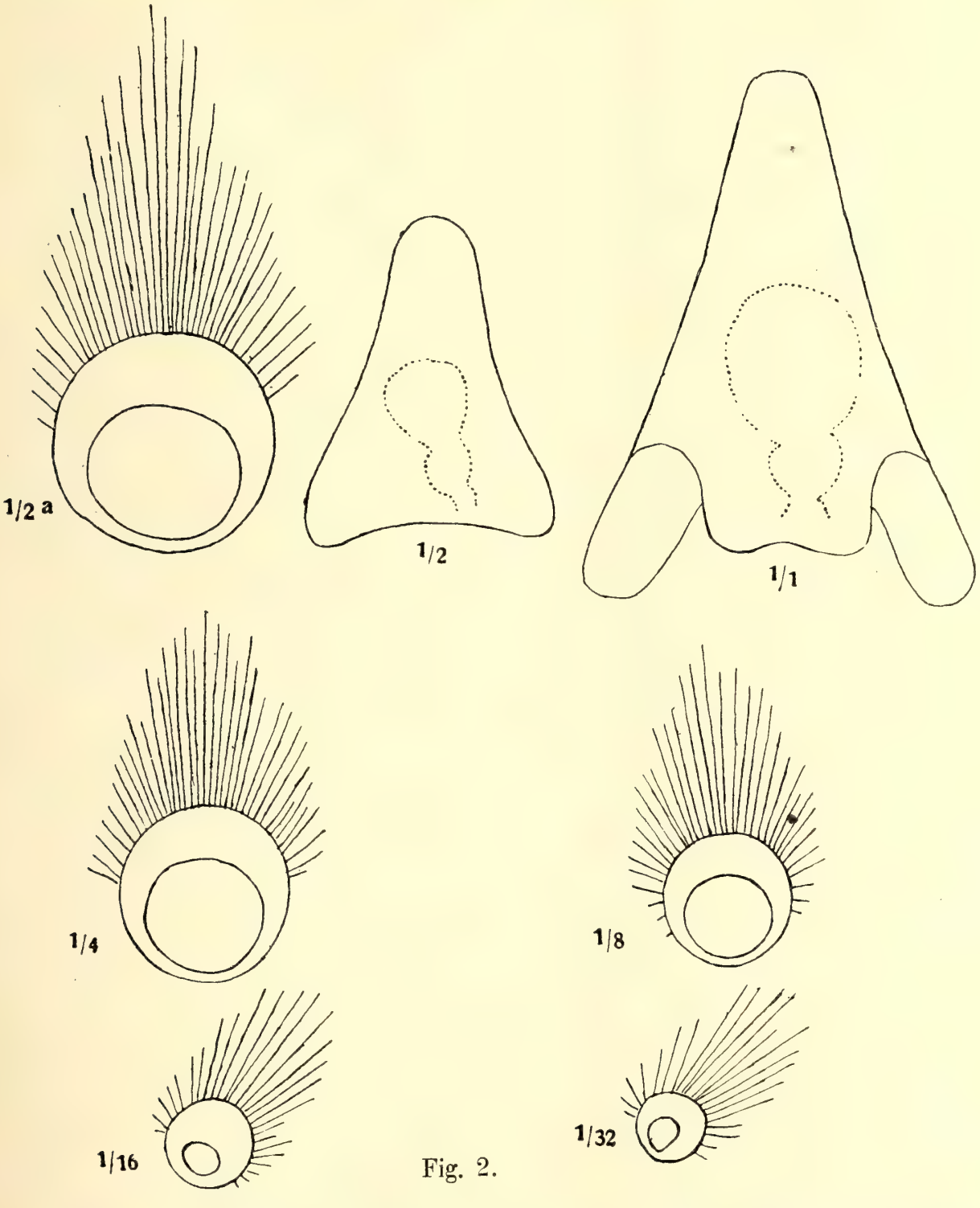



Fig. 2.

Fig. 2. Larve tipiche ed atipiche, intere e parziali, ottenute dalle uova di un solo *Strongylocentrotus* ♀. $^1/_1$ e $^1/_2$, larve tipiche rispettivamente intera e da $^1/_2$-blastomero. $^1/_2$a, $^1/_4$, $^1/_8$, $^1/_{16}$, $^1/_{32}$: larve atipiche dei corrispondenti valori germinali, ottenute con una stessa esperienza di Driesch-Herbst. 2 giorni circa dopo la fecondazione. Ingr. 350× circa.

Oltre alle cellule emigrate nell' interno della cavità blastulare durante la vita natante, ritengo che altre cellule, durante la dimora al fondo della larva, possano ulteriormente emigrare entro la blastula.

Queste larve del fondo (rappresentate semischematicamente nelle figure 2—5) sono le omologhe delle caratteristiche blastule permanenti lungociliate, immobili, viste da Driesch e da R. Zoja. Dopo la loro caduta al fondo, le larve conservano inalterata la loro morfologia per 4—5 giorni e forse più. Non escludo che anche nello *Strongylocentrotus* [Driesch ('92a) ha osservato una larva atipica di *Echinus* ancora intatta dopo 12 giorni di vita], non si possano conservare delle larve atipiche anche per un tempo molto maggiore; io non ho condotto finora tentativi a questo scopo, per esempio di rimozione continua dal fondo dei detriti di organismi morti che inevitabilmente vi giungono (prodotti di segmentazione e larve) oppure tentativi di riproduzione di un fondo meno anormale di quello rappresentato da una superficie di vetro.

* * *

Parlando di larve atipiche, ho sempre inteso alludere nella mia esposizione solo alle blastule lungociliate ad emisfero ispessito, talvolta provvisto di elementi (mesenchimali?) emigrati nella cavità blastulare. Invero si incontrano pure, con maggiore o minore frequenza, nelle esperienze di riduzione del valore germinale, delle blastule che mostrano difficoltà alla formazione del mesenchima primario e che tentano di gastrulare quando quest' ultimo non è per anco abbozzato, oppure quando la mesenchimazione è affatto anormale per sede o per numero di elementi emigrati. Queste larve abnormi sono sempre in ritardo in confronto allo sviluppo delle larve parziali tipiche di un valore germinale anche minore del loro e mostrano molti segni di un alterato ritmo di sviluppo. Spesso hanno un aspetto chiaro, che rammenta quello delle nostre blastule atipiche; se ne distinguono però fin dai primi stadii della loro evoluzione per alcuni caratteri quali: la frequente asimmetria della loro sfericità, l'assenza di un emisfero nettamente ispessito e munito di lunghe ciglia e, spesso, la notevole quantità di pigmento rossastro irregolarmente distribuito nella parete blastulare, anche in momenti nei quali le vere blastule atipiche hanno perduto il loro. Molte volte, io credo, nelle esperienze di dislocazione dei blastomeri (forse) e di riduzione quantitativa del materiale dell' uovo insegmentato o segmentante, gli Autori si sono imbattuti in queste larve mostruose, per le quali l'impossibilità a dare il *Pluteus* spesso non è esponente di insufficenza quantitativa del materiale iniziale.

Non v' è dubbio ad esempio che molte delle gastrule ottenute da Driesch ('03) per sviluppo dei macromeri dello stadio ad 8 isolati, appartengano a questo tipo di larve; non escludo che ciò sia anche di talune delle gastrule ottenute da Driesch ('05) per sviluppo di germi disarmonicamente costituiti, cioè da un maggior numero di $^1/_8$ animali che vegetativi o viceversa (e delle quali Driesch non riferisce il destino postgastrulare). Gastrule abnormi (prive di mesenchima) ha ottenuto inoltre Driesch ('05) dai $^1/_4$ isolati di *Echinus*; precedentemente ('00) ne aveva incontrate nello sviluppo degli $^1/_8$ animali isolati.

Alcune volte, esaminando delle larve natanti che tendono a conservarse la forma di blastula nonostante il loro valore germinale alto, si può restare indecisi se tali larve siano destinate a trasformarsi nelle caratteristiche blastule atipiche, ovvero in larve che, pur tentando di seguire la via normale, non vi riescono. Ad ogni modo, nello *Strongylocentrotus* non ho incontrato delle vere gastrule atipiche — di cui un esempio è forse quella gastrula così detta «vegetativa» rappresentata nella fig. 7 del lavoro ('00) di Driesch, nella quale esiste un intestino a 2 membri, pur essendo assente il mesenchima primario. Piuttosto ho osservato che larve parziali, le quali hanno male o punto mesenchimato e abnormemente gastrulato, possono in rari casi ispessire alquanto il polo dell' ectoderma che è da considerarsi come animale. Non posso però in via assoluta escludere che una blastula, anche allorquando ha assunto la caratteristica forma atipica, non possa ancora tentare una invaginazione. Uno dei fatti che pur tuttavia mi spingono a ritenere ciò inverosimile, si è che le blastule atipiche, una volta ben differenziate come tali e cadute al fondo, non mostrano mai (anche quando provengano da uova intensamente pigmentate) pigmentazione alcuna della loro parete. All' incontro ho osservato che non v' è mai invaginazione là dove non v' è pigmento (al solito, in larve da uova pigmentate) e che — viceversa — quando invaginazione avviene (sia essa tipica o abnorme) la parte che invagina è sempre pigmentata.

Concludendo, denominiamo larve atipiche solo quelle che acquistano la caratteristica morfologia della blastula permanente lungociliata, che minutamente descriveremo in appresso. Blastula atipica è perciò sinonimo per noi di larva atipica.

## 2°

Non ci fermeremo a descrivere l'aspetto che hanno le larve atipiche durante la loro vita planctonica, per non ripetere cose già dette nel precedente paragrafo.

Esaminiamo invece più da vicino codeste larve, nella caratteristica morfologia definitiva che assumono allorquando si sono raccolte al fondo del recipiente di cultura, ove continueranno a mantenersi apparentemente quasi inalterate per un tempo anche lungo (vedi figure 2—5). Sono blastule, come abbiamo visto, di forma sferoidale, la di cui parete offre come caratteristica di avere uno spessore non uniforme. Un emisfero della blastula è costituito da un epitelio cilindrico a cellule molto alte; quest'epitelio ha la sua massima altezza ad un polo della blastula, degrada per lo più dolcemente verso l'equatore — per divenire sottile spesso considerevolmente nell'emisfero opposto al polo ove l'ispessimento è maggiore. Per

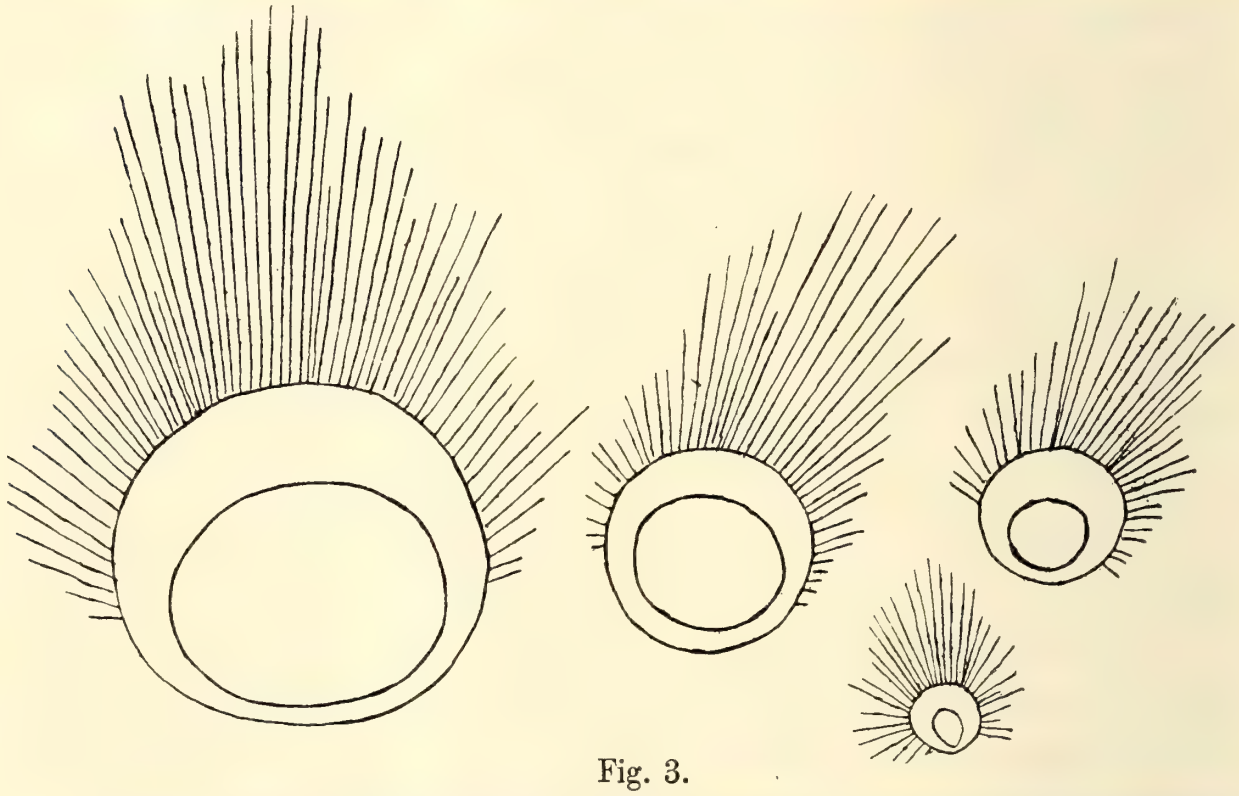


Fig. 3.

Fig. 3. Larve atipiche di diverso valore germinale, ottenute in una esperienza di Morgan. 2 giorni circa dopo la fecondazione: Ingr. 350× circa.

conseguenza in sezione ottica la forma più frequente è quella di una falce lunare chiusa su sè stessa. Tutta la blastula è rivestita da ciglia le quali, brevi e fini in corrispondenza della porzione assottigliata della parete blastulare, divengono straordinariamente lunghe nell' emisfero ispessito e sopra tutto in corrispondenza del polo di quest' ultimo.

Specialmente nelle larve atipiche di un valore germinale piuttosto elevato è frequente la presenza nell' interno della blastula di cellule di grandezza varia che — come abbiamo visto altrove — sono emigrate dalla superficie interna della blastula; queste cellule, che hanno i caratteri di cellule mesenchimali, non si formano in una zona ben delimitata della parete blastulare, per poi spargersi in prossimità di essa, come succede

nelle blastule parziali o totali tipiche; si ha invece una distribuzione irregolare di queste cellule mesenchimali, che forse sussegue ad un originarsi di codesti elementi da varie regioni della parete blastulare in una medesima larva.

Oltre alla forma di blastula atipica che abbiamo ora descritto e che è propria della maggioranza delle larve atipiche, talvolta si ha un aspetto diverso della blastula, dovuto al fatto che l'emisfero ispessito non conserva la sezione semilunare, sibbene diviene come appiattito in un piano

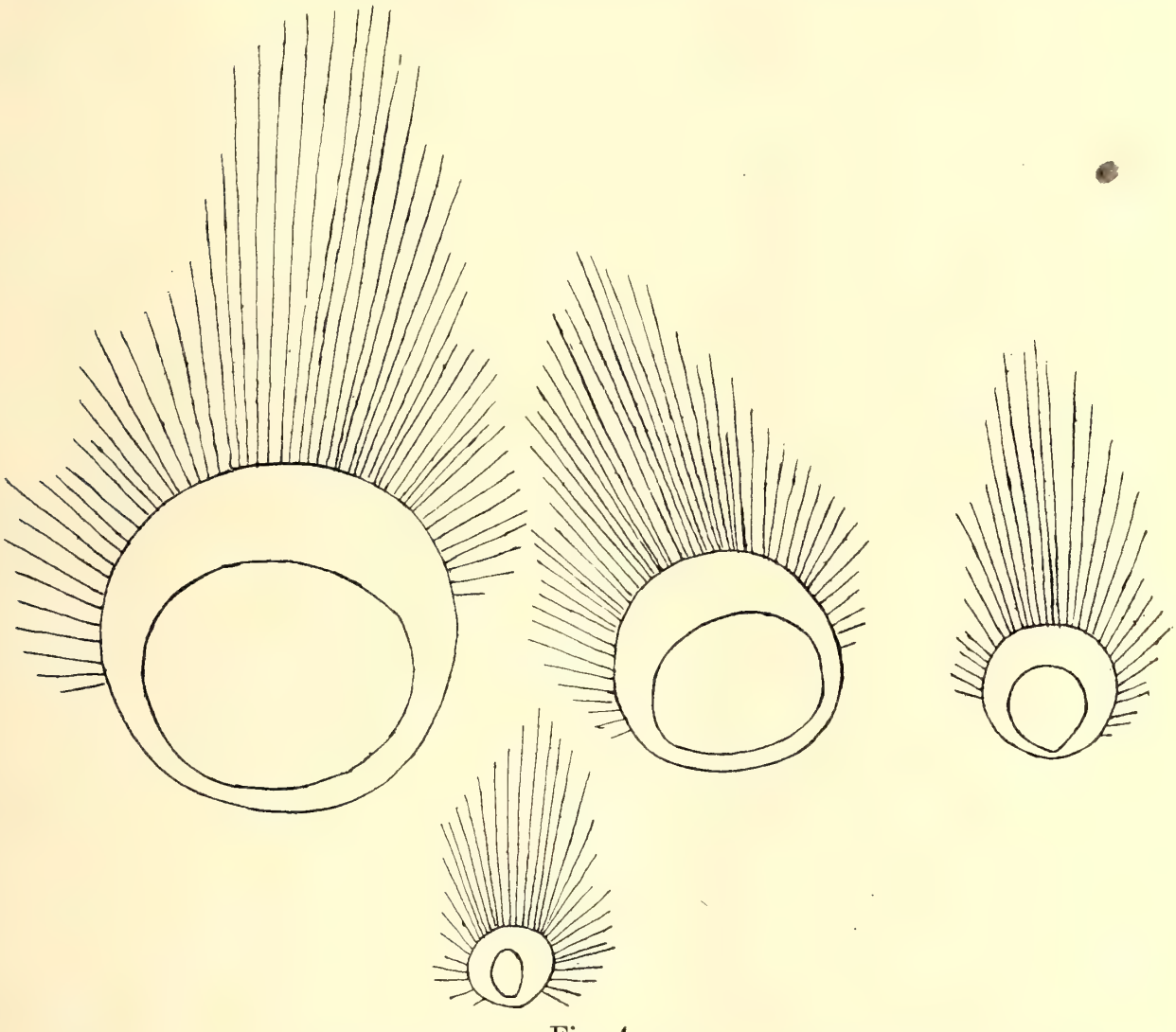


Fig. 4.

Fig. 4. Larve atipiche di vario valore germinale, ottenute in una esperienza di Boveri. 2 giorni circa dopo le fecondazione e Ingr. 350× circa.

tangente alla zona polare dove nelle altre larve è massimo l'ispessimento dell' epitelio. Si ha allora l'immagine di un anello col castone (vedi fig. 5a). Altre volte si ha una forma la cui sezione ottica è illustrata dalla fig. 5b; si riceve l'impressione come se la cavità blastulare si fosse ingrandita a spese dell'emisfero ispessito — per modo che esso si presenta scavato dall' interno nella sua porzione polare. Questa escavazione può esser così pronunziata, che la immagine ottica di certe larve mostra la

porzione ispessita della parete come divisa in due segmenti (vedi fig. 5c). Nella fig. 144 di R. Zoja ('95) è illustrata una blastula atipica che s'avvicina al tipo da me ora descritto.

---

Ho studiato la struttura istologica delle larve atipiche in materiale fissato e colorato. I migliori risultati li ho avuti raccogliendo del materiale in massa dalla superficie o dal fondo delle culture, nelle quali avevo seguìto

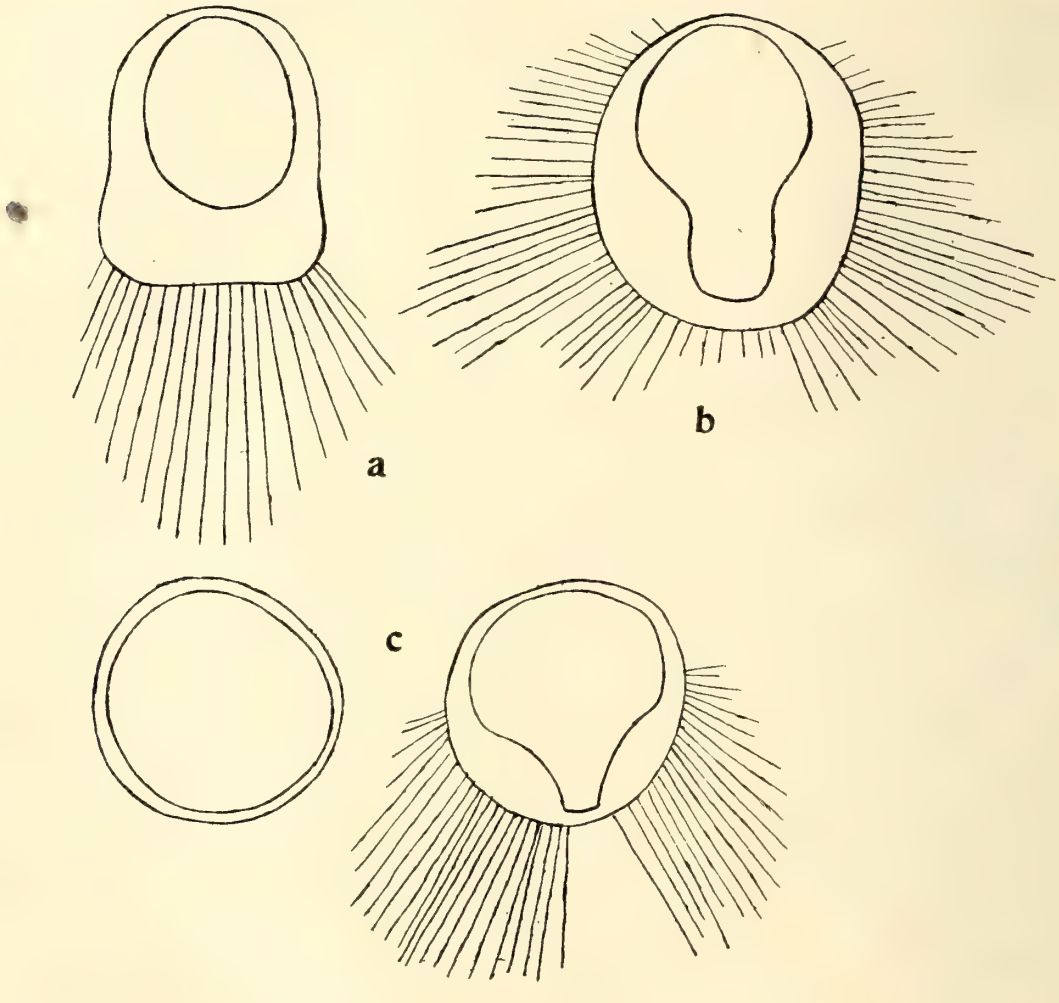



Fig. 5.

Fig. 5a—c. Larve atipiche di forma aberrante. *a*) ottenuta da $^1/_2$ (esperienza di Driesch-Herbst); 2 giorni dopo la fecondazione. *b*) ottenuta in una esperienza di Morgan; 3 giorni dopo la fecondazione. *c*) Blastula atipica, veduta in due posizioni ortogonali, sviluppata da $^1/_2$ blastomero (Driesch-Herbst); 2 giorni circa dopo la fecondazione. Ingr. 350× circa.

lo sviluppo delle larve atipiche, e fissando col liquido di Flemming o col metodo di Benda. Ho colorato le sezioni assai sottili col metodo di Altmann e di Heidenhain.

La fig. 1a della Tav. 2 raffigura una larva atipica al 2° giorno di vita, ancora natante, proveniente da una cultura di larve $^1/_2$ di un' esperienza di Driesch-Herbst. La fig. 1b della Tav. 2 rappresenta una gastrula

$^1/_2$ tipica, della stessa età della blastula riprodotta nella su detta fig. 1 a e appartenente alla medesima cultura. Nella fig. 1 a, che si riferisce ad una blastula atipica priva di cellule mesenchimali, si nota l'ispessimento di una porzione della parete — esponente della forma cilindrica che hanno assunto le cellule. L'epitelio della blastula è sempre unistratificato; spesso sembra che concorrano più ordini di cellule a costituire la zona ispessita della parete, per il fatto che i nuclei non sono portati tutti rigorosamente alla stessa altezza e che talune cellule non giungono dalla superficie interna alla esterna della blastula, perchè non posseggono una lunghezza eguale allo spessore della parete. I nuclei sono prevalentemente situati in prossimità della superficie interna della blastula; allorquando essi entrano in mitosi, allo stesso modo di quanto avviene nelle blastule e gastrule normali, emigrano sempre verso la porzione più esterna della parete blastulare. I nuclei figli successivamente — superata la telofase — tornano a situarsi nella porzione basale della cellula. La porzione non ispessita delle parete ha presso a poco i caratteri dell' ectoderma delle gastrule normali. Non sono riuscito ad apprezzare nella struttura del protoplasma peculiarità tali che possano spiegarci l'aspetto chiaro, trasparentissimo che le larve atipiche viventi posseggono, a differenza delle normali. Sono presenti, in specie nella porzione distate della cellula, numerosissime sferule di vitello, di calibro non uniforme, contenute nella sostanza fondamentale del citoplasma non in numero sensibilmente minore di quello che avviene nelle blastule e nelle gastrule normali totali e parziali. Nella sostanza fondamentale citoplasmatica non ho potuto dimostrare dei condriosomi simili a quelli che Meves ha ultimamente ('12) descritto nel *Parechinus* e dei quali io ho riscontrato la presenza nelle uova di *Strongylocentrotus*. Poichè neppure nelle larve tipiche non ho potuto finora dimostrare decise formazioni condriosomiche, non saprei perciò stabilire una differenza a questo riguardo fra il protoplasma delle larve atipiche e quello delle normali.

Le ciglia sono impiantate nel citoplasma per mezzo di una porzione un poco rigonfia, che ha i caratteri di un granulo basale. Come appare dalle figure della Tav. 2, le ciglia vengono in gran parte asportate o mozzate nei trattamenti tecnici.

---

In materiale del fondo fissato al 3° e al 4° giorno di vita, le cellule della maggior parte delle blastule atipiche non presentano traccia di degenerazione o di necrosi. L'aspetto istologico corrisponde perfettamente a quanto abbiamo descritto a fresco. La parete è costituita (come nelle larve atipiche ancora natanti) da cellule epiteliali cilindriche a maggior asse

molto lungo in una porzione della blastula, da cellule cubiche o d'epitelio piatto nella restante porzione (vedi figure 2 e 3 della Tav. 2, tolte da una esperienza di MORGAN).

L' altezza delle cellule va progressivamente diminuendo dalla parte ispessita a quella appiattita, nella maggioranza dei casi; in altri casi il passaggio fra i due tipi di epitelio è più brusco. Ritengo che anche nella porzione della blastula ove l'epitelio è ispessito, quest' ultimo sia al solito monostratificato; il fatto che esistono delle cellule la cui base non arriva fino alla superficie della cavità blastulare, dà spesso l'illusione — in specie se la sezione non è rigorosamente parallela al maggior asse delle cellule cilindriche — dell' esistenza di più di un ordine di cellule.

Lo spessore della porzione assottigliata della parete è il più delle volte molto minore che nelle larve atipiche ancora natanti; correlativamente a ciò, anche i nuclei sono spesso allungati od appiattiti per la depressione della cellula. I nuclei sembrano spesso un poco più grandi nelle cellule cilindriche della porzione ispessita dell' epitelio che non nella porzione appiattita.

Relativamente alla struttura del citoplasma, le figure 2 e 3 (Tav. 2) mostrano la persistenza, anche in un periodo assai tardivo, delle sferule di vitello; queste però sono per lo più meno abbondanti che non nei primi momenti della vita larvale e sembra tendano a scomparire. Ciò lascia scorgere che nelle blastule atipiche si determina — per quanto in guisa assai più torpida che nelle larve normali — un lento esaurimento dei materiali deutoplasmatici, nonostante che non si abbia l'abbozzo di alcuni organi primarii. Ho trovato talvolta nello stesso preparato, accanto a larve atipiche ancora cariche di vitello, altre pure atipiche nelle quali quest' ultimo era quasi affatto scomparso. Gli elementi che talvolta emigrano, anche in numero notevole, nell' interno della blastula, sono di solito assai piccoli, carichi di deutoplasma, alquanto diversi dai tipici elementi mesenchimali che si abbozzano, come preliminare di una normale gastrulazione, sia nelle larve totali che parziali tipiche.

## Cap. IV°

### Le larve atipiche prodotte dallo sviluppo dei blastomeri isolati.

Le larve atipiche si producono nelle culture in massa dei blastomeri separati nello stadio a 2, a 4, a 8, a 16, a 32. Non ho condotto esperienze di segregazione di uno o più germi dei quali avessi preventivamente determinato l'emisfero o il verticillo dell' uovo segmentante al quale appartenevano. Per il caso dei blastomeri $^1/_8$ e $^1/_{16}$ isolati, già DRIESCH ('00) ha dimostrato che la linea atipica di sviluppo si determina nello sviluppo dei blastomeri dell' emisfero animale (mesomerico).

Io ho constatato che dall' esperienza di isolamento dei $^1/_4$ a quella di isolamento degli $^1/_8$, vi è un salto brusco nella percentuale dei germi che si sviluppano atipicamente. Nelle culture di $^1/_{16}$ isolati, la frequenza delle larve atipiche è ancora maggiore; grandissima diviene nello sviluppo dei $^1/_{32}$ isolati. Nelle larve da $^1/_{64}$ non è possibile di riconoscere con sicurezza le atipiche dalle tipiche, per il fatto che a questo estremo valore germinale non si ha mai per lo *Strongylocentrotus* — come del resto per altri Echinoidi (Driesch) — gastrulazione e, d'altra parte, non sono riconoscibili nella piccolissima blastula due porzioni della parete di spessore diverso.

Non ho stabilito statisticamente la frequenza colla quale le larve atipiche si formano. Poichè queste ultime non sono con tutta sicurezza identificabili se non quando sono cadute al fondo (selezionandosi in talmodo dalle larve tipiche) è chiaro che — per ottenere delle percentuali sia pure approssimative — sarebbe stato necessario di contare tutte le larve atipiche del fondo e tutte quelle natanti alla superficie dei piccoli acquarii. Non avendo io allevato che cospicue culture in massa, non mi è stato praticamente possibile di fare codesto computo. Del resto delle cifre non avrebbero un grande valore, perchè mi sono reso conto di grandi differenze in frequenza (vedi anche Driesch '00) nella produzione di larve atipiche in condizioni sperimentali simili, da materiale a materiale. Secondo le osservazioni di Driesch condotte su culture allevate in microacquarii, dai $^1/_{16}$ animali (mesomeri) si svilupperebbe circa il 79% di larve atipiche ('00); dal cumulo dei 4 blastomeri animali dello stadio a 8, circa il 71%.

---

Le larve atipiche che si sviluppano dai $^1/_2$ isolati sono alquanto rare. Data l'importanza teorica che alla loro produzione può andar connessa, ho voluto — per ovviare ad ogni possibile causa d'errore — usare alcune cautele nell' impostare l'esperienza e nella valutazione dei resultati di essa. È preferibile innanzi tutto (*a*) di allontanare la membrana di fecondazione alquanto dopo la sua comparsa, in modo da poter esser sicuri della riacquistata riluttanza dell' uovo a lasciarsi frammentare dallo scuotimento e, con ciò, ad allontanare il sospetto che alcuni dei blastomeri che si separano provengano da uova mutilate, abbiano cioè un valore germinale minore di $^1/_2$. Occorre in ogni modo (*b*) di appurare coll' esame diretto che non si sia avuta frammentazione delle uova. È necessario inoltre (*c*) di accertarsi che nel controllo (cultura in acqua marina normale, costituita da una porzione dello stesso lotto di uova private di

membrana) non si sviluppino blastule atipiche. Occorre infine (*d*) di sincerarsi che la segmentazione si compia in modo normale e — sopra tutto — che non si abbiano sintomi di polispermia. È noto infatti che, qualora la fecondazione sia stata polispermica, l'uovo può dividersi simultaneamente in 3 o in 4 cellule: la separazione di queste ultime e il successivo loro sviluppo isolato, produrrebbe dei germi di un valore minore di $^1/_2$. La presenza eventuale di larve atipiche nel controllo indicato in (*c*), ci ammonisce di non dar valore all' esperienza collaterale di sviluppo di blastomeri isolati. Inoltre questo controllo ha avuto per noi valore in quanto ci ha dimostrato (vedi pag. 82) che le uova, agitate anche fortemente per l'ablazione della membrana, non danno mai luogo — se integre — alla produzione di larve atipiche.

In molte esperienze nelle quali, mediante le precauzioni tecniche esposte, mi ero messo assolutamente fuori da ogni possibilità di errore, ho constatato che dai blastomeri separati dello stadio a 2 si può ottenere la larva atipica. Le stesse considerazioni valgano anche per la produzione delle larve atipiche dai blastomeri $^1/_4$.

* * *

Ho cercato di stabilire in quali rapporti di grandezza stiano le larve atipiche, colla dimensione del germe dal quale si sviluppano. Mi sono convinto che, con buona approssimazione, vale la regola da Driesch ('00, '02), enunciata per le larve tipiche di Echinoidi, secondo la quale la superficie e non il volume di un germe sviluppato è proporzionale al suo valore germinale. Questo rapporto è espresso dalle formule $r_n = \frac{R}{\sqrt{n}}$ e $v_n = \frac{V}{\sqrt{n^3}}$, nelle quali $R$ e $V$ sono rispettivemente il raggio e il volume della larva (ad es. blastula) totale; $r_n$ e $v_n$, il raggio e il volume di una blastula parziale di un valore germinale $n$ (cioè derivante da $^1/_2$, $^1/_4$ . . . . . $^1/n$ blastomero, isolati).

D'accordo con ciò una larva totale avrà, secondo Driesch, un diametro doppio di quello di una larva (nell' identico stadio di sviluppo) del valore $^1/_4$ e un volume otto volte maggiore del volume della medesima.

Nella fig. 2, dove sono riprodotte con eguale ingrandimento larve atipiche di differente valore germinale fra $^1/_2$ e $^1/_{32}$ si osserva — d'accordo colla regola di Driesch — che, ad esempio, il diametro della larva atipica $^1/_{16}$ è quasi eguale alla metà del diametro della $^1/_4$ atipica. Le larve — raffigurate unitamente al *Pluteus* $^1/_1$ e al *Pluteus* $^1/_2$ — provenivano da uno stesso ceppo dal quale erano stati isolati i blastomeri dei diversi valori germinali indicati; avevano inoltre tutte l'identica età di circa

2 giorni (a partire dalla fecondazione). Date le oscillazioni non lievi che si fanno sentire sulle dimensioni delle larve atipiche di un egual valore germinale, fu disegnata per ogni valore una larva di grandezza approssimativamente media e, in più, sprovvista di cellule immigrate nella cavità blastulare. Aggiungo che la relativa fissità di rapporti dimensionali fra larve atipiche cessa dall' avere un certo rigore dopo alcuni giorni di vita — a causa forse di diversità nella misura dello sviluppo in larve di eguale valore e fors' anco in rapporto col variabile numero di elementi immigrati entro la blastula.

Un raffronto fra la grandezza delle blastule atipiche della fig. 2 con quella delle larve parziali tipiche più giovani (di valori germinali simili) riprodotte nella fig. 1[1]), mostra come si determini un notevole incremento in grandezza durante il primo periodo di esistenza della blastula atipica. Si nota altresi, da un confronto fra larve atipiche e normali delle figure 1 e 2, che le blastule atipiche divengono progressivamente più grandi delle gastrule tipiche di un egual valore germinale. Cosicchè si trovano — per esempio in una stessa cultura di $^1/_4$ isolati — delle blastule (potenzialmente atipiche) più grandi delle gastrule normali $^1/_4$, ma pur nonostante di un eguale valore germinale.

## Cap. V°

## Le larve atipiche prodotte dallo sviluppo dei frammenti di uovo.

### I°.

### Esperienza di Morgan.

Si possono con questo mezzo ottenere delle larve atipiche da frammenti di qualunque valore germinale: tutta la gamma cioè delle dimensioni, da una ch' è assai superiore a quella di una larva atipica $^1/_2$, alla $^1/_{32}$ e forse oltre. Poichè i resultati dell' esperienza di Driesch-Herbst ci insegnano che anche per le larve atipiche approssimativamente vale — come per le normali — la regola del rapporto fra superficie del germe e valore germinale, è lecito ammettere che il medesimo rapporto esista anche per le larve atipiche provenienti da frammenti di uovo ottenuti prima (vedi esperienza di Boveri) e dopo la fecondazione. Per modo che, quando nell' esperienza di cui adesso ci occupiamo, si incontrino delle larve atipiche che sono più grandi delle atipiche prodotte da $^1/_2$

---

[1]) Ho creduto utile di riprodurre nella fig. 1 una serie di larve tipiche (nel primo giorno di vita) provenienti da blastomeri separati fino al $^1/_{32}$, appartenenti ad una stessa serie sperimentale, nei rapporti esatti di grandezza: cosa che non era stata ancora fatta per lo *Strongylocentrotus*.

blastomero isolato, pur avendo a un di presso la stessa loro età, è logico arguire che si tratti di larve atipiche provenienti da frammenti di uovo di dimensioni superiori alla metà dell' uovo. Codeste blastule atipiche di alto valore germinale sono meno frequenti di quelle che corrispondono ad un valore germinale minore di $^1/_2$; larve delle dimensioni di quella riprodotta nella fig. 3 sono piuttosto rare.

È possibile di stabilire fino a quale massimo di valore germinale si abbia ancora la possibilità di produzione della blastula atipica? La grossa blastula della fig. 3, che è fra le più grandi fra quante abbia rinvenuto, corrisponderebbe ad un valore germinale di circa $^1/_{1,32}$, cioè sarebbe da considerarsi come derivante da un frammento che rappresenta circa $^3/_4$ dell' uovo intero. Il calcolo è stato fatto indirettamente, costruendo una ipotetica blastula atipica $^1/_1$ (di cui per altro secondo le mie ricerche è da escludere l'esistenza) di un diametro doppio di quello della larve atipica $^1/_4$, cioè di circa mm. 39 sul disegno (vedi fig. 2). Allora il valore germinale della grossa larva atipica si ricava facilmente dalla

$$34 \text{ (diam. in mm. di codesta larva, sul disegno)} = \frac{39}{\sqrt{x}}.$$

Risulta perciò che la esclusione di circa $^1/_4$ dell' uovo rende possibile all' uovo mutilato la capacità di evolversi verso la forma di blastula atipica. Codesta possibilità diviene tanto più remota, quanto più le dimensioni del materiale sottratto all' uovo si accostano da valori maggiori a questo limite di $^1/_4$.

La frequenza della larve atipiche aumenta per contro progressivamente col diminuire del valore germinale, fino ad un limite che corrisponde approssimitivamente a quello oltre il quale non si hanno più caratteristiche larve atipiche neanche nell' esperienza di Driesch-Herbst. L'aumento sembra sia progressivo dal valore $^3/_4$ circa verso i valori germinali minori (vedi schema a pag. 82).

## II°.

### Esperienza di Boveri.

Dovendo descrivere la produzione delle larve atipiche in questa esperienza, non saprei che ripetere quanto ho esposto per l'esperienza di Morgan. Mentre in quest'ultima si ottengono con grande facilità larve atipiche in gran numero, operando col metodo di Boveri si incontra invece una notevole difficoltà ad ottenere le larve atipiche — anche prescindendo dalla maggior difficoltà colla quale ci si possono procurare i frammenti.

Come è noto, le uova specialmente di certi individui oppongono invero una resistenza notevole a lasciarsi frammentare dallo scuotimento. La figura 4 mostra che le maggiori grandezze delle larve atipiche sono — come per l'esperienza di Morgan — riferibili a dei valori germinali che si aggirano intorno ai $^3/_4$.

## Cap. VI°

## Considerazioni sulla biologia delle larve atipiche.

Nelle esperienze di riduzione iniziale del materiale germinale, si ha la prova dell' indipendenza della capacità di sviluppo verso la vera larva atipica, dalla dimensione del germe — nei casi naturalmente di larve parziali di un valore eguale od inferiore a $^3/_4$. Si osservano cioè grandi e piccole larve parziali tipiche, accanto a larve atipiche pure grandi e piccole.

Però la frequenza d' insorgenza della blastula atipica varia grandemente — come abbiamo visto — col variare del valore germinale: sia nell' esperienza di Driesch-Herbst che in quelle di Morgan e di Boveri. Diamo per brevità nella fig. 6 uno schema (che non ha affatto il valore di un diagramma) della frequenza relativa colla quale si producono, nelle esperienze di mutilazione dell' uovo, larve atipiche: frequenza che è naturalmente inversa a quella colla quale si hanno le larve normali.

Le larve atipiche provenienti da germi di una determinata dimensione (ridotta), acquistano, per differenziazione della blastula, i caratteri specifici di larva atipica, più tardi che quelle di un valore germinale più elevato e tanto più tardi, quanto minore è il loro valore. Subordinatamente a ciò, anche la caduta al fondo delle larve atipiche di un basso valore, avviene proporzionatamente più tardi di quelle gerarchicamente superiori. Si ha per conseguenza che, se s'immagina essere la forma atipica il resultato o l'espressione di un processo differenziativo «*sui generis*», si deve ammettere che le norme che regolano il ritmo di questo processo siano simili a quelle che valgono per le larve tipiche degli Echinodermi; anche in queste — come è stato dimostrato nelle ricerche di Driesch ('00) — la velocità di sviluppo è infatti proporzionale al valore germinale.

Il semplice fattore meccanico (scuotimento) non è capace di far produrre, da uova integre, blastule atipiche. Questo fatto ci hanno inconfutabilmente dimostrato numerosissime esperienze che

avevano per obbietto di scuotere le uova anche con notevole energia e nelle quali era controllata rigorosamente l'assenza di mutilazione delle uova. Specialmente ritardando di un poco lo sbattimento dopo la fecondazione, attendendo cioè che la membrana di fecondazione sia divenuta molto difficilmente distaccabile, si possono scuotere le uova anche violentemente, colla sicurezza di non frammentarne alcuna. Del resto, in ogni caso il ripetuto esame microscopico doveva assicurarmi della inesistenza

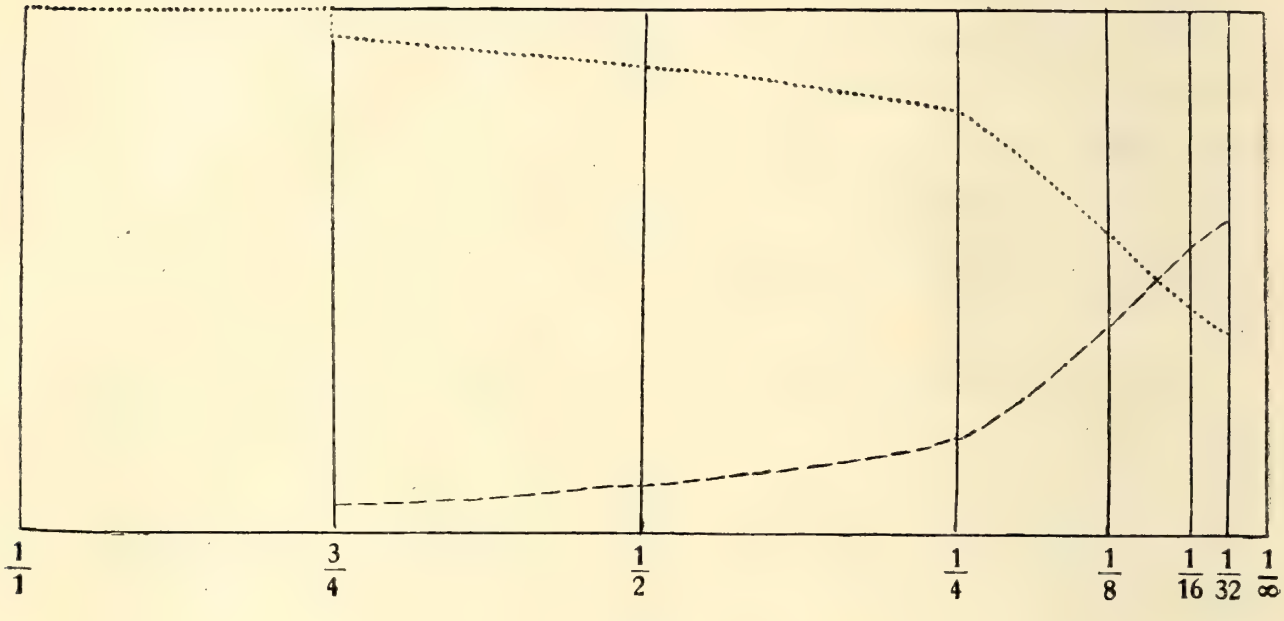



Fig. 6.

Fig. 6. La linea $\frac{1}{\infty}$—$^1/_1$, il cui verso è destra verso sinistra, misura il valore germinale 1 (germe intero). Su di essa sono presi (nello stesso verso) in proporzione aritmetica i valori germinali progressivamente minori fino a $^1/_{32}$. Le ordinate indicano approssimativamente la frequenza delle larve tipiche o atipiche pei varii valori germinali. La frequenza non è stata calcolata per mezzo di conte (vedi pag. 77). La curva punteggiata indica la frequenza (decrescente col diminuire del valore germinale) delle larve tipiche (che giungono per lo meno allo stadio di gastrula) sul totale delle larve tipiche stesse + larve atipiche. La curva tratteggiata indica la frequenza (crescente col diminuire del valore germinale) delle larve atipiche, sul totale delle larve atipiche medesime + larve tipiche. E' ovvio aggiungere che non è da assegnare alcun significato al carattere specifico delle due curve disegnate.

di mutilazione. Però ho voluto stabilire dei controlli anche per i primi momenti successivi alla fecondazione, allorquando l'uovo attraversa uno stato di notevole plasticità. Quando si sia acquistata una certa pratica nella manovra, è possibile in certi casi di liberare con alcune energiche scosse dalla membrana quasi tutte le uova, senza frammentarne alcuna.

Altra esperienza che ci ha testimoniato della inanità del semplice scuotimento a provocare la formazione di larve atipiche, è stata quella di agitare

anche assai fortemente le uova prima della fecondazione[1]), verificando al solito successivamente la inesistenza di frammenti. Inoltre, il rilievo «*a posteriori*» del fatto di non trovare nelle esperienze di Morgan e di Boveri, larve atipiche che sia possibile di ricondurre dimensionalmente ad un valore germinale superiore a $^3/_4$, serve a ribadire il convicimento che debba intervenire una mutilazione di un certo grado (»*minimum*« circa $^1/_4$) nell' uovo, affinchè la larva atipica possa originarsi.

D'accordo con queste mie osservazioni, nelle esperienze di dislocamento dei blastomeri, (che possono paragonarsi al disassettamento, meccanicamente provocato, dei materiali dell' uovo insegmentato), non pare si formino larve atipiche o — per lo meno — chi ha condotto codeste ricerche [vedi ad esempio Driesch ('03)] non fa parola della possibilità di una evoluzione atipica dei germi a blastomeri dislocati.

Inoltre, neanche nelle esperienze eseguite da Driesch ('96a) di dislocazione del mesenchima primario mediante lo scuotimento di blastule che di recente avevano formato il loro mesenchima primario, non è fatta menzione della possibilità di produzione di larve atipiche; al contrario sussegue sempre all' aggressione sperimentale una perfetta regolazione (primaria).

---

Nelle culture polispermiche [nelle quali — come è noto (vedi Driesch '92b, Boveri '07, ecc.) — le uova si segmentano simultaneamente in 3 o in 4 blastomeri] sottoposte all' esperienza di Driesch-Herbst, si hanno le larve atipiche, ma non in proporzione maggiore di quel che non si ottenga adoperando culture a segmentazione normale. Poichè nelle culture polispermiche si ha molto spesso la suddivisione contemporanea in 3 blastomeri, ritengo che possano formarsi blastule atipiche anche da $^1/_3$, da $^1/_6$, da $^1/_{12}$ ecc.; supposizione che è giustificata anche dai resultati ottenuti coi procedimenti di Boveri e di Morgan, coi quali da una frazione qualsiasi di uovo (al di sotto di $^3/_4$) si può ottenere la blastula atipica.

Però è bene ricordare che la produzione di larve atipiche non è esclusiva espressione di una anomala fecondazione. La stessa asserzione è lecito fare per quello che riguarda le esperienze di Boveri e di Morgan[2]). Anche Driesch ('00) asserisce che le sue »blastule vege-

---

[1]) Come è noto, è possibile infatti solo con energiche scosse (e più agevolmente nelle uova di certi individui che non in quelle di altri) di frammentare l'uovo vergine.

[2]) In queste due modalità di esperienze (ma sopra tutto in quella di Morgan) mi sono convinto che — se pure si ha talvolta qualche polispermia — questa si stabilisce a carico dei grossi frammenti; in certe culture la polispermia era certamente assente nei piccoli e piccolisimi frammenti, molti dei quali erano d'altronde destinati a produrre delle blastule atipiche.

tative« non provengono da porzioni di uova dispermiche. Boveri poi ('05), nelle sue esperienze di isolamento dei primi blastomeri di uova dispermiche, non riferisce che da essi possano provenire delle larve atipiche. Su 146 esperienze, in una sola (*Strongylocentrotus*), da un blastomero $^1/_4$ isolato in un caso di simultanea doppia divisione dell' uovo, si formò una blastula con un lato della parete ispessita e con rudimento dell' intestino primitivo; larva che pur tuttavia non crediamo di ascrivere alla categoria delle caratterische larve atipiche.

---

Il peculiare ciclo di vita delle blastule atipiche ci porta ad alcune considerazioni a proposito del loro soccombere relativamente precoce in confronto ai *Pluteus* allevati negli abituali vasi di cultura. Ci sia permesso un tal confronto — nonostante che fra larve normali ed atipiche esista la profonda differenza che, mentre per il *Pluteus* è ovvio il naturale destino ulteriore, per le larve atipiche nessun dato esiste per farci immaginare la possibilità di un qualche destino biologico di esse.

Rammentiamo adunque, da una parte, quali difficoltà occorra superare per far sviluppare e far metamorfosare nei laboratorii i *Pluteus*; è chiaro d'altra parte che le condizioni di vita sono — per le larve sedentanee — anche peggiori di quanto non lo siano per le larve galleggianti. Infatti, mentre i *Pluteus* allevati nei bicchieri hanno, fatta astrazione dalla limitata libertà di movimento, dal mancato continuo rinnovamento dell' acqua e dalla difficoltata possibilità di nutrirsi, un «*habitat*» che è per lo meno omologabile a quello dei *Pluteus* viventi in natura — data la loro sede planctonica; per le larve atipiche invece le condizioni di vita al fondo di vetro del recipiente in mezzo a detriti di segmentazione o di larve malate che continuamente sedimentano, sono assolutamente anormali.

---

Se rammentiamo la interessante supposizione di Chun ('92) basata fondatamente sul rinvenimento di germi di *Eucharis* di grandezza metà della norma e con 4 invece di 8 abbozzi costali: che cioè il moto delle onde possa effettuare una frammentazione del materiale blastomerico; ci sembra verosimile la possibilità che delle blastule atipiche si formino eccezionalmente anche in natura. Abbiamo visto che queste larve si formano con una certa facilità nell' esperienza di Morgan; la frammentazione delle uova immediatamente dopo la fecondazione è quella invero che è più probabile avvenga in natura, dato che in tale momento l'uovo possiede una fluidità molto maggiore di quella di ogni

altro momento anteriore o posteriore alla fecondazione, sì che la sua ripartizione in frammenti capaci di svilupparsi normalmente e atipicamente è resa possibile da agenti meccanici di gran lunga meno energici di quelli che sarebbero richiesti per una esperienza di Boveri oppure di Driesch-Herbst.

È lecito domandarci che cosa potrebbe avvenire delle larve atipiche, qualora si trovassero in condizioni normali. Seguiterebbero la loro vita planctonica oltre il limite che la interrompe nell' esperienza «*in vitro*», oppure cadrebbero al fondo altrettanto precocemente? E questo porterebbe fatalmente con sè la morte a scadenza relativamente breve dell'organismo?

## Cap. VII°

## Parte generale.

### 1° Riassunto dei principali fatti osservati.

Nelle esperienze di riduzione del valore germinale condotte su uova di *Strongylocentrotus*, si sviluppano — oltre alle comuni larve parziali tipiche — degli organismi a morfologia caratteristica e considerevolmente fissa, che ho convenuto di chiamare larve atipiche («blastule permanenti» degli Autori).

Queste larve, ad un certo momento del loro sviluppo blastulare, ispessiscono notevolmente una cospicua porzione della loro parete, si provvedono in questa zona ispessita di lunghissime ciglia robuste e non evolvono ulterioremente; qualche volta emigrano, nell' interno della blastula, delle cellule a tipo mesenchimale.

Dopo un certo periodo (1—2 giorni) di vita planctonica, durante i quali conservano un aspetto chiaro, trasparente e una mobilità vivacissima, cadono al fondo — ove conservano ancora per molti giorni la loro caratteristica morfologia.

Queste larve erano state ottenute da uova segmentanti (Driesch, Zoja) per separazione dei blastomeri (isolati o in cumulo); della loro più intima biologia non si era finora occupato esplicitamente nessun Autore. Io ho dimostrato che queste larve possono insorgere:

1° Nell' esperienza di Driesch-Herbst, da $^1/_2$-, $^1/_4$-, $^1/_8$-, $^1/_{16}$-, $^1/_{32}$-blastomero, isolati.

2° Nelle esperienze di Morgan e di Boveri, nelle quali la soglia oltre la quale può aversi la larva atipica è il valore germinale di circa $^3/_4$. Partendo da questo valore e andando verso valori più bassi, la frequenza colla quale compare la larva stessa, aumenta progressivamente e consi-

derevolmente. Il valore germinale limite, al di sotto del quale la larva atipica non è più identificabile come tale, è $^1/_{32}$ circa.

L'esperienza di Morgan è quella nella quale con maggiore facilità e con maggiore frequenza si ottiene la larva atipica.

Valgono approssimativamente per le larve atipiche le regole di Driesch del rapporto fra superficie della larva parziale e suo valore germinale e del rapporto fra valore germinale e rapidità di sviluppo.

* * *

## 2° Diversi gradi di potenza prospettica dell' uovo di Echinoide.

Enumero concisamente qui sotto i diversi gradi di potenza prospettica dell' uovo di Echinoide (riferentisi al raggiungimento di un determinato stadio larvale) per i diversi valori germinali. I dati esposti sono stati tolti in parte dai lavori di Driesch, Zoja, Morgan e Boveri altrove citati, e integrati e completati colle mie osservazioni. Coll' aggiunta delle sezioni *IV* e *V*, il mio quadro riassuntivo contempla tutte le possibilità di sviluppo larvale dei germi diminuiti coi varii procedimenti sperimentali.

I dati riferiti in *I*, *II* e *III* esulano dal campo delle mie ricerche attuali. Invece le possibilità evolutive del germe contemplate in *IV* e in *V*, e più specialmente in quest' ultimo, saranno ora prese in esame e discusse — cercando di chiarirne il significato per mezzo dei fatti in proposito da me osservati e di quelli precedentemente esposti da altri.

*I. Potenza prospettica nei riguardi del Pluteus*:

1. di porzioni di uovo segmentante (cioè da isolamento di blastomeri):
   a) germi costituiti armonicamente: $^3/_4$, $^1/_2$, $^2/_4$, $^2/_8$, $^1/_4$;
   b) germi costituiti disarmonicamente: $^8/_{16}$ (animali o vegetativi); $^4/_8$ (animali o vegetativi); $^{12}/_{16}$ (assenti i 4 micromeri); stadio a 16 da cui si eliminino 1—3 micromeri;
2. di porzioni di uovo insegmentato, frammentato prima o dopo la fecondazione: tutti i valori fra $^1/_1$ e $^1/_4$ [subordinatamente alla coesistenza dei diversi materiali morfogenetici necessarii ad una normale gastrulazione (Boveri)].

*II. Potenza prospettica nei riguardi della gastrula normale*

[con o senza abbozzo scheletrico, che non può forse svilupparsi in *Pluteus* unicamente per insufficenza quantitativa di materiale morfogenetico (Driesch)]:

1. di porzioni di uovo segmentante: tutti i blastomeri isolati fino al $^1/_{32}$ (eccettuati i micromeri) e tutte (?) le possibili combinazioni dei blastomeri dello stadio a 8, a costituire germi armonici o disarmonici.
2. di porzioni di uovo insegmentato, frammentato prima o dopo la fecondazione: tutti i valori fra $^1/_1$ e $^1/_{32}$ circa (subordinatamente alla coesistenza dei diversi materiali morfogenetici necessarii ad una normale gastrulazione).

*III. Potenza prospettica nei riguardi della blastula tipica*:
di porzioni di uovo segmentante o insegmentato: ogni valore germinale fra $^1/_1$ e $^1/_{64}$.

*IV. Produzione di gastrule abnormi*

[a) con intestino anormale per dimensione o forma
b) prive di mesenchima
c) fornite di mesenchima incongruo (per numero dei suoi elementi o per localizzazione)]:

da porzioni di uovo segmentante ed insegmentato: da (?) a $^1/_{32}$; talune combinazioni armoniche e disarmoniche degli $^1/_8$ (forse); isolamento dei macromeri sperimentalmente ottenuti nello stadio a 8.

*V. Insorgenza di larve atipiche*

[a) con cellule immigrate nella cavità blastulare
b) senza cellule immigrate]:

1. da porzioni di uovo segmentante: $^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_8$, $^1/_{16}$, $^1/_{32}$ (specialmente animali, gli ultimi tre); $^2/_8$, $^3/_8$, $^4/_8$ animali; dagli $^8/_{16}$ animali; isolamento dei macromeri sperimentalmente ottenuti nello stadio a 8.
2. da porzioni di uovo insegmentato, frammentato prima o dopo le fecondazione: tutti i valori germinali fra $^3/_4$ e $^1/_{32}$ (e oltre?).

* * *

## 3° Ipotesi enunciate per spiegare la limitata (qualitativamente) equipotenzialità dell' uovo di Echinoide.

Driesch ('00), considerando la difficoltà a normalmente gastrulare (e — relativamente — la facilità a produrre la larva atipica) dei blasto-

meri animali, supponeva che durante la segmentazione si stabilisse un «irrigidimento» generale dell' ooplasma, tale da renderne progressivamente difficile la regolazione; questo processo d'irrigidimento si determinerebbe al polo animale più rapidamente e più intensamente che al polo vegetativo.

Driesch non ha ulteriormente ('02) invocato, come sola causa del differente comportamento fra porzione animale e vegetativa dell' uovo, un siffatto meccanismo di difficoltata regolazione ed ha ripreso l'ipotesi già precedentemente avanzata come sussidiaria, della possibilità di »intracellulärer nach der Befruchtung beginnender und bis zum Eintritt der Achterfurchung ganz oder nahezu vollendeter Stoffwanderungen in Richtung der Eiachse hin«. Anzi, poichè Boveri ('01a) aveva dimostrato la impossibilità a gastrulare di larve provenienti da frammenti di uovo di *Strongylocentrotus* apigmentati, cioè privi di materiali dell' emisfero vegetativo, ha ritenuto addirittura che la frequente incapacità a gastruleggiare degli $^1/_8$ e $^1/_{16}$ animali (e perciò la possibilità di produzione della nostra larva atipica) risiedesse in un certo difetto della loro costituzione o natura materiale. La possibilità, al contrario, di normale gastrulazione per parte di taluni blastomeri animali lasciati sviluppare isolati o aggruppati, sarebbe invece da attribuirsi, secondo Driesch ('02), all' eventualità fortuita della presenza di materiale abitualmente proprio dell' emisfero vegetativo, nell' emisfero animale. Questa supposizione è basata sull' osservazione di Boveri ('01), secondo la quale l'anello pigmentato che fascia l'uovo di *Strongylocentrotus*, sarebbe ora più ora meno largo, sì da superare talvolta il piano equatoriale e invadere l'emisfero vegetativo. Per tal modo i 4 blastomeri animali originatisi col 3° solco verrebbero a possedere spesso una porzione del materiale ooplasmatico situato a livello del pigmento.

Nel materiale di *Strongylocentrotus* che io ho esaminato, mi sono convinto, dall' esame dei blastomeri isolati col metodo di Driesch-Herbst, che i 4 blastomeri animali ricevono sempre (i casi di uova a fascia intensamente colorata dimostrano meglio questo fatto) una certa quantità del pigmento, che è legato ad un particolar substrato sostanziale dell' uovo (Boveri); ritengo perciò che, se la supposizione di Driesch fosse accettabile, la normale gastrulazione dovrebbe rappresentare la norma per gli $^1/_8$ animali — e non un fatto più o meno frequente. Credo utile poi ricordare che Driesch ('02) si accorda colle ricerche di Boveri ('01), che ammettono l'importante ufficio, «determinante» la gastrulazione, da assegnarsi di norma alla regione polare vegetativa dell'uovo di Echinoide (ufficio che può per altro, in blastomeri isolati o in frammenti,

essere assunto dalla porzione «più vegetativa» — a meno che la «vegetatività» non sia così esigua da non poter determinare la normale gastrulazione). Infatti Driesch ('02) ha, in rinnovate esperienze di dislocamento dei blastomeri, dimostrato che i micromeri, se dislocati, tendono a riunirsi, per determinare la differenziazione gastrulare, in una sola località. I mesomeri, al contrario, sarebbero dislocabili in modo definitivo senza pregiudizio della gastrulazione.

Però Boveri riteneva superflua ('01a) — per spiegare i resultati delle esperienzi di dislocamento, compressione e stiramento e diminuzione del materiale germinale — la nota struttura intima ipotetica di Driesch ('96b, ecc.), poichè la dimostrata organizzazione morfologica dell'uovo di *Strongylocentrotus* valeva a giustificare la localizzazione degli abbozzi primarii, anche nelle uova sottoposte alle suddette esperienze. Driesch invece pensava ('02) che, per interpretare taluni dei fatti (di regolazione) acquisiti dall' embriologia sperimentale degli Echinodermi, debba assolutamente invocarsi un avvenuto ripristinamento, nell' uovo disassettato colla mutilazione o col dislocamento, di una qualche invisibile intima struttura »aber in ihren geometrischen Grundzügen wohl ausdenkbar«. Anzi, secondo Driesch, anche Boveri, colla sua concezione del »*Wiederringsumgehen*« della stratificazione dell' uovo, si riferiva ad una minuta struttura sconosciuta, di cui è solo un esponente apprezzabile — nello *Strongylocentrotus* — l'anello di pigmento.

Più tardi Driesch ('03) ha constatato che le larve sviluppate dai macromeri dello stadio ad 8 isolati, non gastruleggiano tutte (come avrebbe dovuto avvenire se a provocare una normale gastrulazione fosse sufficente la presenza del materiale che nello *Strongylocentrotus* è stratificato a livello dell' anello pigmentato), ma di esse solo il 50% circa, mentre le rimanenti danno la blastula permanente. In base a tale fatto, Driesch ha riavanzato l'idea di un irrigidimento dell' ooplasma che si determinerebbe nel corso dello sviluppo dell' uovo, il di cui resultato fisiologico sarebbe il decrescente potere regolatore del plasma stesso.

Driesch ('05) ha seguìto anche lo sviluppo di germi costituiti disarmonicamente, cioè costituiti da un numero diseguale di blastomeri animali e vegetativi dello stadio a 8; e ha osservato che il numero di cellule mesenchimali formato in tale contingenza tende a regolarsi quasi sempre proporzionalmente al valore germinale — invece di comportarsi come dovrebbe, se realmente la formazione del mesenchima fosse necessariamente ed esclusivamente legata al materiale del polo vegetativo. Da ciò Driesch deriva al illazione che al materiale ipotetico necessario all' abbozzo del mesenchima, debba assegnarsi importanza in quanto presente e

non in quanto più o meno abbondante: concepisce perciò un tale materiale come« protofermento», il quale è attivato secondo il bisogno (regolato quest' ultimo dalla dimensione del germe).

* * *

## 4° Discussione e considerazioni.

Riteniamo, in accordo alla supposizione di Boveri ('01a), che anche in quelle uova di Echinoidi, nelle quali non esiste un esponente esterno evidente quale è quello dello *Strongylocentrotus*, di eterogeneità dell' uovo determinata dalla presenza di materiali morfogeneticamente diversi stratificati secondo l'asse — esista tuttavia una simile eterogeneità di costituzione. Perciò stimo lecito di integrare i resultati delle mie osservazioni con quelli desunti da altri su altri Echinoidi — allo scopo di gettar luce sul significato degli strani organismi dei quali mi sono occupato[1]).

Non credo che si possa mettere in rapporto la produzione della larva atipica, con una mancata «regolazione» del germe mutilato, intesa nel senso di un mancato ripristinamento della orientazione polare-bilaterale delle ipotetiche particelle elementari (vedi Driesch '96b, ecc.) costituenti il protoplasma del frammento. I seguenti argomenti mi sembrano convalidare il mio modo di vedere. In primo luogo si tratta, piuttosto che di un alterato ritmo di sviluppo (quale si può supporre per le gastrule abnormemente costituite; cfr. pagg. 70—71), di una tendenza della larva ad assumere una special forma assai ben definita. In secondo luogo la produzione della larva atipica, se fosse attribuibile ad una impossibilitata regolazione nel senso su rammentato, dovrebbe essere rarissima nei casi di frammentazione del germe operata immediatamente dopo la fecondazione: nel momento cioè nel quale Driesch ha dimostrato ('98), in base specialmente al tipo di segmentazione (*Ganzfurchung*), la grande regolabilità del materiale germinale verso l'intero. Invece abbiamo visto essere nell' esperienza di Morgan molto frequenti le blastule atipiche. In terzo luogo, se la formazione di queste ultime fosse espressione di una irriducibile disorientazione delle particelle costituenti l'ooplasma, allora il semplice fattore meccanico (scuotimento) anche senza mutilazione dell' uovo, oppure il dislocamento dei blastomeri, dovrebbero render possibile la produzione della larva atipica, fatto questo

---

[1]) Scarse ricerche mi hanno dimostrato che larve atipiche si originano anche nelle esperienze di riduzione del materiale germinale condotte su *Arbacia p.*

che, al contrario, non si verifica. Un ultimo argomento poi, è quello che riflette il periodo durante il quale si determinerebbe secondo Driesch l'irrigidimento dell' ooplasma, causa di difficoltata regolazione. Tale irrigidimento (più rapido ed energico nel polo animale che in quello vegetativo) dovrebbe infatti determinarsi nello sviluppo dell' uovo: durante la sua segmentazione. Driesch evidentemente ignorava che larve atipiche potessero originarsi anche da frammenti di uovo ottenuti coll' esperienza di Morgan e — quel che più importa — coll' esperienza di Boveri.

Siamo adunque portati a ritenere che realmente la limitazione alla equipotenza dell'uovo insegmentato e segmentante del germe di Echinoide, messa specialmente in luce dalla possibile insorgenza della blastula atipica per diminuzione del materiale iniziale, sia determinata dall'esistenza di una certa stratificazione di materiali morfogenetici svariati lungo l'asse dell'uovo. Ciò ammesso, cerchiamo adesso di precisare meglio quali possano essere i fattori che inducono il germe diminuito allo sviluppo secondo la linea atipica.

Ricerche anteriori alle mie hanno concordemente dimostrato (Driesch, Zoja) che la possibilità di dare la larva atipica è attributo dell' emisfero animale dell' uovo di Echinoide; adunque è indiscutibile che il materiale che è necessario sia sottratto all' uovo perchè il frammento di esso si sviluppi atipicamente, si deve trovare nell' emisfero vegetativo. Di quale porzione di questo emisfero deve esser privato l'uovo? Non certo del solo materiale vegetativo destinato alla produzione dell' intestino; abbiamo invero illustrato altrove: 1°, che la larva atipica di *Strongylocentrotus* può essere, all' inizio della sua vita planctonica, fornita del caratteristico pigmento — esponente, secondo noi, della presenza di materiale situato a livello della zona pigmentata dell' emisfero vegetativo[1]); 2°, che si può ottenere la larva atipica dai $^3/_4$ di uovo insegmentato — con che si dimostra compatibile la presenza di almeno una

[1]) Se anche il pigmento dello *Strongylocentrotus* fosse spostabile come lo è quello, diffuso a tutto l'uovo, di *Arbacia* (Morgan e Spooner '09; vedi, per maggiori dettagli, pag. 94), non fosse cioè indissolubilmente legato ad un determinato materiale morfogenetico (supposizione questa che del resto ritengo inverosimile, soprattutto in base al fatto che l'intestino di tutte le gastrule parziali è pigmentato); per cui dovesse ritenersi che il pigmento, dalla zona annulare nella quale è normalmente localizzato, potesse portarsi, in seguito allo scuotimento, anche là dove non esiste materiale vegetativo — sussisterebbe pur sempre la 2a asserzione, che ci sembra incontrastabile. Per quel che riguarda le conclusioni di Garbowski, che vorrebbero togliere all' anello pigmentato dell' uovo di *Strongylocentrotus* ('05) il valore di indice della eterogeneità morfogenetica dell' uovo stesso, rimando alla Nota 1) a pag. 67.

certa quantità del suddetto materiale, colla evenienza dello sviluppo atipico. Per ciò conviene di ammettere che il materiale, la di cui sottrazione è indispensabile perchè possa[1]) prodursi la larva atipica, sia situato al polo vegetativo dell'uovo; corrisponda cioè al materiale potenzialmente o attualmente micromerico. Il quantitativo che l'esperienza ci ha additato esser necessario, cioè $^1/_4$ dell' intero uovo, è superiore un poco alle dimensioni del materiale micromerico: si pensi però che, nella frammentazione, è praticamente impossibile che la mutilazione interessi rigorosamente il solo territorio potenzialmente micromerico.

Sorgono adesso due questioni: Quale è il significato di quelle gastrule abnormi le quali — almeno per un certo periodo della loro vita — sono prive di mesenchima? Com' è conciliabile con quanto abbiamo su esposto, il fatto che talune blastule atipiche contengono degli elementi a tipo mesenchimale?[2])

Può darsi che le gastrule che sono abnormi per mancanza di mesenchima primario, derivino da germi privati del materiale micromerico, ma nei quali manchi o sia incapace di imprimere alla larva una fisionomia atipica, quel materiale morfogenetico (dell' emisfero animale) che, come vedremo, crediamo concorra alla produzione della larva atipica. Ma questa nulla è più di una mera supposizione; nessun fatto positivo, sul quale basarci a questo proposito, abbiamo potuto attingere dalle nostre ricerche.

Relativamente alla seconda questione che mi sono or ora posto, rammento che Driesch ha dimostrato come nei germi sottoposti a riduzione delle dimensioni loro, mesenchima possa originarsi da territorii dell' uovo che nello sviluppo normale non sembrano formarne ('00, '02, '05). Questa stessa dimostrazione, che vale per le larve parziali normali, può essere invocata anche per le larve atipiche, le quali — ripetiamo — debbono considerarsi verosimilmente come provenienti da porzioni amicromeriche del germe. Insolubile ci sembra — allo stato attuale delle conoscenze nostre — la questione circa il significato da attribuire al «*quid*» a potenza mesenchimogena esistente anche fuori della zona micromerica, tale che in determinate condizioni di esperimento possa attuare la sua potenza: se esso sia un semplice fattore regolatore nel senso di Driesch, o se esso «determini» la differenziazione pei suoi

---

[1]) Possa, non debba: abbiamo visto ad esempio come Driesch e Zoja abbiano ottenuto i *Pluteus* anche dal cumulo amicromerico dei blastomeri nello stadio a 16.

[2]) Driesch non accenna mai, ch'io sappia, alla possibilità che cellule a tipo mesenchimale emigrino nella cavità delle blastule atipiche (*Echinus* e, forse, *Sphaerechinus*).

caratteri di massima «vegetatività», relativamente alla struttura polare dell' uovo (Boveri); oppure se si tratti di un fattore formativo concepibile come «protofermento», al quale sia da assegnare un semplice ufficio di presenza, catalitico quasi (Driesch); o non piuttosti si tratti di un materiale mesenchimogeno, simile sostanzialmente a quello (micromerico) che ha di norma il valore prospettico di mesenchima.

In ogni caso è chiaro tuttavia come codesto fattore — nei casi nei quali è assente il materiale del polo vegetativo (ad esempio negli $^1/_8$ o $^1/_{16}$ animali, ecc., isolati) — con una certa difficoltà dia l'impulso ad una normale gastrulazione con una tipica formazione di mesenchima primario. A tale difficolta è evidentemente legato il prodursi della blastula atipica — sia essa fornita o meno di elementi a tipo mesenchimale.

---

Se, come abbiamo ammesso, è condizione necessaria alla produzione della larva atipica la ablazione del polo vegetativo, come è possibile conciliare ciò coll' insorgenza di larve atipiche per sviluppo dei $^1/_2$ e dei $^1/_4$ isolati?

E noto come il 1° e il 2° solco (meridiani) siano di norma negli Echinoidi per loro natura tali da dividere l'uovo in parti perfettamente eguali. La prova fornita da Boveri ('02, '05) che il primo solco diviene in condizioni normali d'esperienza il piano mediano delle larva e il fatto che ognuno dei quattro blastomeri $^1/_4$ isolati da uno stesso uovo può normalmente dare, secondo Boveri ('07), il *Pluteus* — parlano ambedue questi fatti per una assoluta identità fra loro in valore e in potenza prospettica (in condizioni normali) dei primi 2 blastomeri da una parte e dei primi 4 dall' altra.

Quali possono essere le cause per le quali a taluno dei primi 2 o dei primi 4 blastomeri possa in rari casi far difetto la totipotenza abituale? Come — in altre parole — si rende possibile che a taluno dei $^1/_2$ o dei $^1/_4$ blastomeri isolati manchi o faccia fortemente difetto il substrato plasmatico del polo vegetativo?

Può darsi che cio stia in rapporto con un casuale spostamento del materiale polare vegetativo, determinato dallo scuotimento che è necessario di compiere sulle uova per togliere loro la membrana di fecondazione. Codesto spostamento renderebbe capace la 1a o la 2a divisione di segmentazione, di distribuire il materiale suddetto in modo ineguale fra i blastomeri $^1/_2$ o $^1/_4$ di uno stesso uovo; per modo che qualcuno di questi ultimi potrebbe restar privo del materiale potenzialmente micromerico.

Non ci nascondiamo però che questa interpretazione mal si accorda con quanto Morgan e Spooner ('09), a completamento delle osservazioni di Lyon ('07), hanno riconosciuto: che cioè nelle uova di *Arbacia* sottoposte a centrifugazione, nelle quali si determina meccanicamente una stratificazione del pigmento ch'è di solito diffuso a tutto l'uovo, la direzione dei primi solchi risulta, è vero, influenzata da codesta artificiale stratificazione, ma tuttavia la località ove si segmentano i micromeri è riferibile all' asse originario dell' uovo e si conserva approssimativamente antimicropilare. Gli Autori ritengono però che non si debba pensare ad un materiale micromerico preformato, invisibile e non spostabile colla centrifugazione; ma suppongono invece che durante la segmentazione (4° solco) si possa determinare, nell'uovo centrifugato, una regione micromerica nuova, correlativamente ad una flessibilità polare preesistente nell'uovo.

Si potrebbe forse invece supporre, in accordo alle idee di Morgan e Spooner, che nel caso nostro lo scuotimento dell' uovo, invece di riuscire a spostare il substrato potenzialmente micromerico, possa produrre anche nello *Strongylocentrotus* in rari casi un disassettamento sostanziale dell'uovo tale, da determinare un primo solco che non è perfettamente assile. Un solco siffatto potrebbe operare una ripartizione non eguale, ai due primi blastomeri, del substrato dell' abbozzo micromerico, fornendone uno e privandone l'altro di essi.

Driesch aveva cercato ('92) di interpretare la possibile genesi della blastula atipica ottenuta eccezionalmente dai blastomeri $^1/_4$ isolati, supponendo la esistenza di un anacronismo dei solchi, cioè di un precoce presentarsi del solco equatoriale; sulla medesima supposizione è tornato D. più recentemente ('05).

---

Ritengo che l'assenza del materiale del polo vegetativo non sia però da sola sufficente a render possibile al germe lo sviluppo verso la larva atipica. Incontriamo infatti in quest' ultima i segni caratteristici di una differenziazione citologica che trae evidentemente la sua origine dalla presenza di abbondante materiale del polo animale, il quale tende a conferire alla larva l'impronta atipica. L'ispessimento notevolissimo e la produzione di lunghe ciglia da parte di una zona dell' epitelio blastulare, parla secondo noi per la natura squisitamente animale di codesta zona ispessita della parete blastulare atipica.

Correlativamente a ciò, rileviamo il fatto inverso, dimostrato da Driesch ('05): che cioè le larve di Echinoide provenienti da germi puramente vegetativi (ad esempio dai $^2/_8$ vegetativi) mancano al loro polo

anteriore (opposto all' invaginazione gastrulare) del ciuffo di lunghe ciglia — che è invece presente, come è noto, così nelle larve totali, come nelle gastrule parziali fornite di materiale dell' emisfero animale.

L'assenza di gastrulazione e la insorgenza possibile della nostra larva atipica, stanno adunque in rapporto e con una inadatta mesenchimazione (assenza o disordine) e col precoce ed esagerato ispessirsi e differenziarsi dell' emisfero anteriore della blastula destinata a divenire atipica.

* * *

La possibilità di ottenere indifferentemente — così da uova insegmentate frammentate prima o dopo la fecondazione, come da uova dissociate nei loro blastomeri fino ad un certo stadio della segmentazione — la larva atipica, offre il destro ad un ultimo ordine di considerazioni. Ammessa la necessità di concepire la formazione della blastula atipica come il resultato della concomitanza di alcuni fattori che hanno la loro base in una costituzione materiale dell' uovo, eterogenea secondo l'asse; risulta necessario altresì di arguire che esista prima della segmentazione una distribuzione tale dei varii materiali morfogenetici entro l'uovo, che un frammento di esso sia suscettibile di una evoluzione — riguardo alla produzione della larva atipica — simile a quella eventualmente possibile per parte di determinati blastomeri isolati.

La predistribuzione di materiali morfogeneticamente diversi nei varii distretti dell' uovo di Echinoide è — come abbiamo detto altrove — già stata ammessa da altri in base a ricerche puramente morfologiche oppure di analisi dei limiti della potenzialità normale di frammenti e di blastomeri isolati. Colle mie ricerche mi sembra di esser riuscito a fornire ancora una prova della eterogeneità sostanziale dell' uovo di *Strongylocentrotus* vergine e fecondato: eterogeneità a funzione morfogenetica, che si conserva durante il processo di segmentazione.

*Sassari, Gennaio 1914.*

## Elenco bibliografico.

Boveri, Th., (1895), Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier und die Möglichkeit ihrer Bastardierung, in: Arch. Entw.-Mech. 2. Bd.

— (1901a), Über die Polarität des Seeigel-Eies, in: Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg (2). 34. Bd.

— (1901b), Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*, in: Z. Jahrb., Abt. Morph. 14. Bd.

— (1902), Über mehrpolige Mitoten als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in: Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg (2). 35. Bd.

— (1903), Über den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden, in: Arch. Entw.-Mech. 16. Bd.

— (1905), Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen, in: Jen. Zeitschr. 39. Bd.

— (1907), Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier, Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns, ibid. 43. Bd.

Chun, C., (1892), Die Dissogonie. Festschrift Leuckart, Leipzig.

Delage, Y., (1899), Études sur la mérogonie. — Sur l'interpretation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale, in: Arch. Zool. Exper. (3). Tome 7.

Driesch, H., (1891), Entwicklungsmechanische Studien. 1. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung, in: Zeit. wiss. Z. 53. Bd.

— (1892a), Idem. 3. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen, ibid. 55. Bd.

— (1892b), Idem. 5. Von der Furchung doppeltbefruchteter Eier, ibid.

— (1896a), Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus, in: Arch. Entw.-Mech. 4. Bd.

— (1896b), Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese, ibid.

— (1898), Über rein-mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden, ibid. 7. Bd.

— (1900), Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes, ibid. 10. Bd.

— (1902), Neue Ergänzungen zur Entwicklungsphysiologie des Echinidenkeimes, ibid. 14. Bd.

— (1903), Drei Aphorismen zur Entwicklung jüngster Stadien, ibid. 17. Bd.

— (1905), Über das Mesenchym von unharmonisch zusammengesetzten Keimen, ibid. 19. Bd.

Garbowski, Th., (1905), Über die Polarität des Seeigel-Eies, in: Bull. Acad. Sc. d. Cracovie.

Herbst, C., (1892), Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. 1. Teil, Versuch an Seeigeleiern, in: Zeit. Wiss. Z. 55. Bd.

Herbst, C. (1900), Über das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebezellen in kalkfreiem Medium, in: Arch. Entw.-Mech. 9. Bd.

— (1904), Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. 3. Teil, in: Arch. Entw.-Mech. 17. Bd.

Hertwig, O. u. R., (1887), Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter d. Einfluß äußerer Agentien, in: Jena. Zeit. Nat. 13. Bd.

Jenkinson, W. J., (1911), On the origin of the polar and bilateral structure of the egg of the Sea-urchin, in: Arch. Entw.-Mech. 32. Bd.

Lyon, E. P., (1909), Results of centrifuging eggs, ibid. 28. Bd.

Meves, Fr., (1912), Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung, in: Arch. Mikr. Anat. 80. Bd., 2. Abt.

Morgan, T. H., (1894), Experimental studies on Echinoderm Eggs, in: Anat. Anz. 9. Bd.

— (1895a), Studies of the »partial« larvæ of Sphærechinus, in: Arch. Entw.-Mech. 2. Bd.

— (1895b), The fertilization of non-nucleated fragments of Echinoderms eggs, ibid.

Morgan, T. H. u. G. B. Spooner, (1909), The polarity of the centrifuged egg, ibid 28. Bd.

Selenka, E., (1883), Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden.

Wilson, E. B., (1903), Experiments on cleavage and localization in the Nemertine-egg, in: Arch. Entw.-Mech. 16. Bd.

Wilson, E. B. u. A. P. Mathews, (1895), Maturation, fertilization and polarity in the Echinoderm egg, in: Journ. Morphol. Vol. 10.

Zoja, R., (1895), Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune meduse (e di altri organismi), in: Arch. Entw.-Mech. 2. Bd.

## Spiegazione delle figure della Tav. 2.

Fig. 1. Larve parziali galleggianti da $^1/_2$ blastomero (esperienza di Driesch-Herbst), fissate in liquido di Flemming circa 2 giorni dopo la fecondazione; sezioni colorate coll' ematossilina ferrica di Heidenhain: *a*) larva atipica $^1/_2$, *b*) gastrula tipica $^1/_2$; appartenenti ambedue alla medesina cultura. Ingr. 900× circa.

Fig. 2 e 3. Larve atipiche di differente valore germinale sviluppate in una esperienza di Morgan, fissate dal fondo in liquido di Benda (procedimento completo) circa 3 giorni dopo la fecondazione. Sezioni colorate coll' ematossilina ferrica Heidenhain. Ingr. 1400× circa.

# NEUE LAGERKATALOGE

von R. FRIEDLÄNDER & SOHN in BERLIN N.W. 6.

Nr. 489. Evertebrata I. Vermes. 54 S. m. 2350 Büchertiteln.
Nr. 490. - II. Echinoderma. Coelenterata. Polypi et Medusae. 46 S. m. 1850 Büchertiteln.
Nr. 491. - III. Spongiae. Sporozoa et Protozoa. Scripta miscellanea. Plankton. 62 S. m. 2200 Büchertiteln.

**Zusendung kostenlos.**

## R. FRIEDLÄNDER & SOHN in BERLIN N.W. 6.

In unserem Verlage ist 1911 erschienen:

# ZOOLOGISCHES ADRESSBUCH

**(International Zoologist's Directory. Almanach International des Zoologistes).**

Namen und Adressen

der lebenden

**Zoologen, Anatomen, Physiologen und Zoopaläontologen**

sowie der

künstlerischen und technischen Hilfskräfte.

Herausgegeben auf Veranlassung

der Deutschen Zoologischen Gesellschaft

von

## R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

2. vollständig neu bearbeitete Ausgabe.

Juli 1911.

Ein starker Band in Groß-Oktav von 1109 und XXX Seiten.
Preis geheftet 15 Mark, in Halbfranzband gebunden 17 Mark.

Umfassendes Adressen-Material der Zoologen der ganzen Welt. Für jeden Zoologen unentbehrlich.


Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

22. Band, Nr. 4.

**P. A. Dietz,** Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier. I. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln der Acanthopterygier.

pag. 99—162. Mit 45 Figuren im Text.

Smithsonian Institution
APR 1 1915
National Museum

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1914.

*Ausgegeben den 12. November 1914.*

# Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier.

## I. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln der Acanthopterygier.

Von

Dr. **P. A. Dietz,**

Assistenten und Privat-Dozenten an der Universität Leyden, Holland.

Mit 45 Figuren im Text.

## Vorwort.

Vorliegende Arbeit enthält einen Teil der Resultate meiner während eines dreimonatlichen Aufenthalts an der Zoologischen Station zu Neapel (Oktober 1912 bis Januar 1913) ausgeführten Untersuchungen. Zugleich bildet sie die Fortsetzung meiner Oktober 1912 als Dissertation erschienenen Schrift: »Vergelijkende Anatomie van de Kaak en Kieuwboogspieren der Teleostei«, Leyden 1912, und ich habe den Inhalt jener Arbeit, soweit sie sich auf die hier behandelten Gruppen der Acanthopterygier bezieht, mit aufgenommen. Selbstverständlich sind entsprechend der größeren Zahl der untersuchten Arten die Beschreibungen nicht so ausführlich wie in der vorgenannten Schrift; der geneigte Leser wird also gebeten, dieselbe an den zitierten Stellen nachzuschlagen. Ich hege die Absicht, in einer zweiten und dritten Abhandlung die von mir in Neapel untersuchten Vertreter der niederen Teleostiergruppen, sowie der Anacanthini folgen zu lassen; es ist jedoch nicht unwahrscheinlich, daß mir vor der Hand die Gelegenheit fehlen wird, das schon vorliegende, aber noch ungeordnete Material in einer für die Veröffentlichung tauglichen Form zu verarbeiten. Meine bevorstehende Übersiedlung nach Medan auf der Insel Sumatra an die »Deli Proefstation« wird wohl meine Studien auf längere Zeit in eine ganz abweichende Richtung führen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle dem Herrn Direktor und allen an der Neapler Zoologischen Station angestellten Gelehrten, vor allem aber den Herren Dr. Gross und Dr. Cerruti, öffentlich meinen

Dank auszusprechen für ihre stets bereite freundliche Hilfe und Unterstützung, welche mir den Neapler Aufenthalt nicht nur zu einem sehr nutzbringenden machten, sondern auch zu einer Zeit angenehmster Erinnerungen. Auch Herrn Professor Dr. Vosmaer an der Leydener Universität bezeuge ich meine dankbare Anerkennung, da er nicht nur meine Aussendung nach Neapel mit staatlicher Unterstützung erwirkt hat, sondern auch während des vergangenen Jahres, in welchem ich an der Leydener Universität als sein Assistent arbeitete, mir die Mittel und die nötige Muße zur Verarbeitung meines Studienmaterials in liberalster Weise zur Verfügung stellte.

Leyden, 10. März 1914.

# Einleitung.

## Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier.

In meiner weiter oben zitierten Hauptarbeit (Dietz 1912) machte ich den Versuch, die Grundlinien einer vergleichenden Anatomie der Visceralmuskulatur der Fische zu geben. Weil Unkenntnis der holländischen Sprache dieselbe vielleicht für manchen schwer zugänglich macht, und weil bis jetzt eine umfassendere Darstellung des genannten Muskelsystems fehlt, lasse ich hier eine allgemein gehaltene, jedoch nur für die Acanthopterygier geltende Beschreibung nachfolgen, in welcher ich jedoch die theoretischen Besprechungen auf vergleichend-anatomischem Gebiet vermeiden will, weil sie zu weit führen würden. Etwaige Abweichungen von der früheren Darstellung sind auf meine inzwischen über eine weit größere Anzahl Teleostiergattungen ausgedehnte Untersuchungen zurückzuführen[1].

In der Nomenklatur halte ich fest an der von Vetter in seiner klassischen Arbeit (1874 und 1878) befolgten, jedoch mit einer einzigen Ausnahme. Die von Holmquist (1910, 1911) vorgeschlagene Benennung des Vetterschen Genio-hyoideus als Protractor hyoidei ist meiner Ansicht nach eine wirkliche Verbesserung, indem sie nicht nur den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, sondern auch einen wiederholt für ganz andre Muskeln gebrauchten, also nicht eindeutigen Namen beseitigt.

1. Der Adductor mandibulae der Acanthopterygier ist der größte Muskel des Kopfes. Nach Abhebung der Haut und nötigenfalls auch der Infraorbitalknochen tritt er sogleich zutage (Fig. 1—10, 16, 19—22 usw.). Er entspringt an den die proximale Hälfte des Palatinbogens zusammensetzenden Knochen (Hyomand., Symplect., Metapteryg., Quadratum), öfters auch noch am Präoperculum und am postorbitalen Rande des Craniums. Seine Fasern verlaufen rostrad und ventro-rostrad.

[1] Die »Vergelijke Anatomie van de Kaak en Kieuwboogspieren der Teleostei« enthält die Beschreibungen der Muskulatur von *Salmo*, *Clupea*, *Anguilla*, *Gadus*, *Molva*, *Pleuronectes*, *Psetta*, *Cottus*, *Liparis*, *Cyclopterus*, *Anarrhichas* und *Lophius*.

Er bildet niemals, wie bei manchen Selachiern (Vetter 1874) und unter den Teleostiern bei *Salmo salar* und *Clupea alosa* (Dietz 1912, Fig. 4, S. 23), eine einheitliche Muskelmasse, sondern ist mindestens in drei, öfters jedoch (Fig. 3, 8, 16 usw.) in mehrere Teile gespalten. Es ist zwar immer noch fraglich, ob die von Vetter (1878) unterschiedenen drei Hauptabteilungen $A_1$, $A_2$ und $A_3$ in der ganzen Reihe der Teleostier sich auch immer wirklich entsprechen; solange dies aber nicht bestimmt verneint werden kann, ist es besser, die jedenfalls sehr bequeme Unterscheidung beizubehalten, auch wenn die Dreiteilung nicht gerade scharf markiert sein sollte. $A_1$ ist also immer diejenige Muskelportion, welche entweder ganz am Maxillare inseriert oder mit den andern zusammen auch noch am Unterkiefer. In seiner typischen Ausgestaltung liegt er gleich unter der Haut, überlagert die andern Teile mehr oder weniger und entspringt am Dorsalteil des Präoperc. und am Hyomand. An der übrigbleibenden, nur zum Mandibulare gehenden Muskelmasse bezeichnen wir die oberflächliche Schicht als $A_2$, die tiefere als $A_3$. Ersterer tritt mit wenigen Ausnahmen ventral von $A_1$ an die Oberfläche (Fig. 1—10, 13, 14, 16, 19—22, 35 usw.); er entspringt am Vorderrande des Präoperc. und an der proximalen Knochenreihe des Palatinbogens, vom Hyomand. bis herab zum Quadratum. $A_3$ wird durchweg von $A_2$ bedeckt; er entspringt in typischer Lage an der Grenze des Hyomand. und Metapteryg.; sehr oft fällt sein Ursprung mit der Insertion des Levat. arc. palat. zusammen. Mit $A_2$ und der mandibularen Portion von $A_1$ gemeinschaftlich inseriert er am Mandibulare.

$A_1$ fehlt bei den niederen Teleostiern öfters, bei den Acanthopterygiern nie. Er zeichnet sich, in weit höherem Grade als die andern Abteilungen, durch eine ungeheure Formenmannigfaltigkeit aus. Fast in jeder Gattung wechseln sein Ursprung, seine Gestalt und seine Ausdehnung, ebenso seine Insertion: entweder am oder nicht am Unterkiefer. Jedoch ist die Insertion am Maxillare sehr konstant und, die, soweit bekannt, einzige Ausnahme ist die an der blinden Seite bei *Solea* vorkommende Muskellamelle (Cunningham, 1890), welche zweifellos $A_1$ repräsentiert, dennoch aber nur am Unterkiefer inseriert.

In manchen Fällen tritt auch noch eine Spaltung hinzu, indem entweder eine Maxillar- und eine Mandibularportion zu unterscheiden sind ($A_1$ mx und $A_1$ md in Fig. 3, 16, 35, 36, 45), oder sich eine oberflächliche Schicht herausdifferenziert, welche sich wie der ungeteilte Muskel am Maxill. (entweder direkt oder mittels eines Bindegewebsstranges) und Mand. inseriert, indem der übrigbleibende Teil nur zum Maxill. geht und öfters von ursprünglich tiefer liegenden Muskelschichten teilweise über-

lagert wird. In diesem Falle (Fig. 8, 23—25) unterscheide ich die beiden Spaltungsstücke als $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ und glaube, dieselbe nicht ohne weiteres $A_1$mx. und $A_1$md. gleichsetzen zu dürfen, obwohl die Bildung z. B. bei *Covina* (Fig. 8) vermuten läßt, daß die Homologie vielleicht doch tatsächlich besteht.

$A_2$, die Hauptmasse des Adduct. mand., zeigt im allgemeinen nur eine geringe Variation; das gleiche gilt von $A_3$; der letztere hat jedoch bei den Blenniidae (Fig. 35—37) seinen Ursprung und seine Relationen zu den andern Teilen bedeutend geändert und ist kaum wiederzuerkennen; sonst ist er die konservativste Muskelportion.

Die gemeinschaftliche sehnige Insertion an der Mandibel setzt sich an der Innenseite jeder Unterkieferhälfte in einer muskulösen Lamelle fort (Aw), welche sich bei den Blenniidae vom Adduct. mand. emanzipiert hat und Beziehungen zum Palatinbogen gewinnt.

Die Innervation wird vom Ramus mandibularis trigemini besorgt; in vereinzelten Fällen (wie ich glaube jedoch ohne tiefere Bedeutung) außerdem durch den Ramus mandibularis facialis. Der Ram. mand. trig. verläuft immer medial von $A_1$, lateral von $A_3$; zu $A_2$ verhält er sich in den verschiedenen Gattungen sehr verschieden. Nur selten sind aus seinem Verlauf für die Vergleichung der Muskelportionen wertvolle Schlüsse zu ziehen.

2. An den dorsalen Enden der Visceralbögen werden nur noch der Levator arcus palatini und der Dilatator operculi (Fig. 3, 5—9, 13, 14, 16, 19—22 usw., L.a.p. und D.op.) durch den Trigeminus innerviert. Der erstere entspringt am Postorbitalfortsatz oder wenigstens an der Postorbitalecke des Schädelseitenrandes (vom Sphenoticum, auch vom Frontale gebildet); seine Fasern verlaufen dorso-ventrad; er inseriert mit verbreiterter Basis hauptsächlich am Hyomand., öfters zugleich noch am Metapterygium. Er wird fast immer in seiner ventralen Hälfte, öfters auch gänzlich von verschiedenen Portionen des Add. mand. bedeckt; in manchen Fällen trennt er die hinteren oberen Teile von $A_2$ und $A_3$ voneinander (Fig. 9, L.a.p.), wobei er sich jedoch sozusagen passiv verhält, da vergleichend-anatomische Untersuchungen zu dem Resultat führen, daß eine dorsale Ausdehnung des Ursprungsgebietes des Adduct. mand. stattgefunden hat, wobei sich die Fasern von $A_2$ in der Regel über, diejenigen von $A_3$ unter dem Levat. arc. palat. hinweg emporschieben. Der dreieckige Dilatator operculi entspringt am Sphenoticum und am Hyomandibulare; er inseriert mit spitz zulaufender Sehne am Operculum, sich dem Levat. arc. palat. unmittelbar anschließend.

3. Durch den Facialis werden innerviert der Adductor arcus palatini, der Adductor hyomandibularis, der Adductor operculi und der Levator operculi. Sie bilden eine Reihe kurzer Muskeln (mit Ausnahme des letztgenannten) mit querem Faserverlauf, welche an den Seitenflächen des Schädels entspringen und an der Innenseite der durch ihre Namen bezeichneten Knochenstücke inserieren. Bei den Acanthopterygiern sind die Glieder dieser Reihe deutlich gesondert. Der Adductor arcus palatini entspringt am Parasphenoid und Prooticum; der Vorderteil liegt horizontal und bildet das Dach der Mundhöhle; der Hinterteil steigt rostral von den Ossa pharyng. sup. senkrecht empor und erstreckt sich vornehmlich zwischen Prooticum und Hyomandibulare. Ich betrachte ihn (Dietz, 1912, S. 137, 138) als den ältesten Teil des ganzen Muskels, und den horizontalen Teil aus ihm entstanden durch eine allmähliche Ausdehnung nach vorne, wobei die zwischen Schädelseitenwand und Palatinbogen befindliche Spalte, die Fissura infraorbitalis (Bruch, 1875) durch eine Muskelfaserschicht verschlossen wurde. Bei einigen wenigen der untersuchten Gattungen, unter den Perciformes wie den Scombriformes, ist diese Spalte nicht oder nur sehr unvollkommen geschlossen, indem der Horizontalteil nur eben angefangen hat, sich in rostraler Richtung auszubilden. Bei den niederen Teleostiern ist eine offene Infraorbitalspalte die Regel (*Esox*, Vetter 1878; *Salmo*, *Clupea*, Dietz 1912).

Die Adductores hyomandibularis und operculi entspringen dicht nebeneinander an der hinteren Hälfte des Proot., teilweise auch am Pterot. und Opisthot.; sie liegen einander unmittelbar an; ein Übergreifen ihrer Insertion auf den Knochen des andern Muskels ist nicht ausgeschlossen. Der Levator operculi ist der einzige Muskel dieser Gruppe, welcher an die Oberfläche tritt, gleich hinter dem Dilatator operculi (Fig. 1, 9, 13, 14, 16, 33, 35, 38, 45, L.op., L.op.$_{1-2}$); er entspringt am Pteroticum, verläuft ventro-caudad und inseriert an der Innenseite des oberen Randes des Kiemendeckels. Öfters sind auch zwei Muskeln vorhanden, immer deutlich gesondert, der zweite entspringt dann am Posttemporale.

4. An der Unterseite des Kopfes liegt gleich unter der Haut das zum ventralen Innervationsgebiet des Trigeminus und Facialis gehörige Muskelsystem des Mandibular- und Hyoidbogens. Der kleine, dreieckige Intermandibularis (Fig. 26, i.m.) fehlt niemals. Er bildet eine quere Muskelplatte in der Symphyse des Unterkiefers und wird nur vom Trigeminus innerviert.

Der Protractor hyoidei (Genio-*hyoideus auct.* [Fig. 26, P.hy.]) ist jederseits ein der Längsachse des Körpers parallel verlaufender Muskel, der an den proximalen Teilen des Hyoids und an den Basalenden der

naheliegenden Branchiostegalradien entspringt; er verläuft zwischen den beiden Ästen des Unterkiefers nach vorn und tritt auf eine kurze Strecke in der Medianlinie mit seinem Gegenstück zusammen; vor der Insertion in der Nähe der Unterkiefersymphyse weichen die beiden Muskeln jedoch wieder auseinander. Zumeist findet diese Insertion in der Art statt, daß der horizontal gespaltene Muskel mit doppelter Sehne, dorsal wie ventral vom Intermandibularis sich am Mandibulare fortsetzt (Fig. 39). In wenigen Fällen fehlt die dorsale Insertion. Der Muskel wird bei den meisten Fischen, vermutlich bei allen Acanthopterygiern, wie bei manchen niederen Teleostiern durch zwei querverlaufende Zwischensehnen in drei Stücke zerteilt (Fig. 39).

Wie Vetter (1878) schon vermutete, Holmquist (1911) und ich (1912) auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchungen behaupteten und Edgeworth (1911) durch direkte Wahrnehmung bewies, ist der vorderste der drei Teile (Fig. 26, 39, 40—42, i.m.p.) ein vom primitiven Intermandibularis abgespaltener Muskelabschnitt. Die Innervation der beiden hinteren Stücke geschieht durch den Ramus hyoideus facialis, des vorderen durch einen Ast des Ram. mand. trigem.; beide Nerven gehen jedoch entweder direkt ineinander über oder hängen wenigstens durch ihre Äste zusammen.

Der Hyo-hyoideus superior (Fig. 26—30, 39 usw., Hy.hy.s.) ist meist in eine große Anzahl kleiner Muskeln aufgelöst, welche zwischen den einzelnen Radien des Branchiostegalskeletts verlaufen; einzelne größere Züge ziehen der Innenseite der Radien entlang. Der Hyo-hyoideus inferior (Fig. 26—30, 39—42, Hy.hy.i.) bildet, wenigstens topographisch (morphologisch ist vielmehr das Umgekehrte der Ausdruck des richtigen Verhältnisses, Edgeworth 1911) die mediane Fortsetzung des Hyohyoid. sup. Die Muskelzüge, aus welchen er zusammengesetzt ist, entspringen an den ersten Radien; dann und wann auch am Körper des Hyoids. Letzteres ist bei den Acanthopterygiern wohl immer einer sekundären Verschiebung zuzuschreiben. Nach ihrer Insertion sind drei Gruppen zu unterscheiden:

1. Ein lateraler Längsfaserzug (Hy.hy.i.l.), welcher zum Hypohyale der eigenen Seite geht.

2. Eine mediale Längsfaserung (Hy.hy.i. m.), welche die Medianlinie überschreitet; die beiderseitigen Muskeln überkreuzen sich und jeder inseriert am Hypohyale der andern Körperseite. Bei der Überkreuzung liegt ausnahmslos das von der linken Körperhälfte kommende Bündel ventral.

3. Querbündel, welche die beiderseitigen Radien (oder Hyoidea) unter sich verbinden.

4. Der erste der drei Muskelzüge fehlt niemals; der zweite und dritte schließen sich jedoch gegenseitig aus und es läßt sich nachweisen (Dietz, (1912), S. 151—152, vgl. auch die Fig. 27—30 der vorliegenden Arbeit), daß die anscheinend einfachst gestaltete Querlamelle aus dem sich überkreuzenden Muskelpaar entstanden ist.

5. Die Muskulatur der Kiemenöbgen (innerviert durch den N. glossopharyngeus und den N. vagus) zeigt bei allen bis jetzt untersuchten Acanthopterygiern, den Anacanthini, sowie bei *Lophius* (Dietz, 1912) und *Balistes* einen sehr konstanten, leicht kenntlichen Typus, welchen ich daher den Acanthopterygoiden-Typus (l. c. S. 170) nannte. Namentlich an der dorsalen Kiemenbogenmuskulatur tritt solches zutage. Es unterscheidet sich dieselbe von dem gleichnamigen System niederer Teleostiergattungen, soweit dasselbe bekannt ist (*Salmo*, *Clupea*, *Anguilla*, *Cyprinus*, *Barbus* — ich kann nach noch unveröffentlichten Beobachtungen auch *Osmerus* und *Smaris* hinzufügen), einerseits durch eine Vereinfachung, indem mehrere Muskelkomplexe entweder in ihrer Zahl verringert (Obliqui superiores) oder gänzlich verschwunden sind, bzw. sich in kurze bindegewebige Sehnen ohne jegliche Muskelsubstanz verwandelten (Obliqui inferiores); anderseits durch das Auftreten neuer Muskeln (Retractores), sowie neuer Differenzierungen schon bestehender (Transversus).

Ein solches dorsales System von acanthopterygoidem Typus ist in charakteristischer Ausbildung (Fig. 15) aus den nachfolgenden Muskeln zusammengesetzt:

1. Levatores, bandförmige, selten spindelförmige oder cylindrische Muskeln, welche am Cranium entspringen und mit dorso-ventralem (entweder mit rostro-ventraler oder caudo-ventraler Neigung) Verlauf an den dorsalen Teilen der Kiemenbögen (Epibranchialia) inserieren. Es kommen drei Gruppen derselben vor:

a) Levatores externi (Li-iv) am ersten bis vierten Kiemenbogen oder nur am ersten, zweiten und vierten (bei den mehr spezialisierten Gattungen). Ihr typischer Ursprung liegt auf dem Prooticum, in der zwischen der Hinterfläche des Add. arc. palat. und dem Add. hyomandibularis offen bleibenden Lücke.

b) Levatores interni (L.i.a. und p.). Immer sind zwei vorhanden, welche in unmittelbarer Nähe der Lev. externi entspringen. Der eine (Lev. int. anterior) geht zum zweiten, der zweite (L.i. posterior) zum dritten Pharyngo-branchiale. Wie aus ihrer Innervation zu ersehen ist und auch vergleichend-anatomisch begründet werden kann, gehören sie zum ersten bzw. zum zweiten Kiemenbogen und sind als Abspaltungsprodukte der beiden vorderen Levatores externi zu betrachten.

c) Levatores posteriores. Zwei Muskeln, welche, von den andern getrennt durch die dicht aneinanderliegenden Adductores hyomandibularis und operculi, am Pteroticum entspringen. Der vordere (Fig. 15, L.IV.p.) geht zum Epibranchiale des vierten Kiemenbogens; der hintere entweder zum fünften Bogen (Os. pharyng. inf.) oder als ein Cephaloscapularis zur Clavicula; in den meisten Fällen jedoch nimmt er eine Mittelstellung ein, indem seine Fasern in den zwischen Kiemenkorb und Schultergürtel befindlichen Häuten allmählich verschwinden und zum Teil an einem von beiden inserieren.

2. Von den den niederen Teleostiern zukommenden zwei obliqui dorsales superiores ist nur ein einziger übrig geblieben (o). Er entspringt an einem Fortsatz, der von den dicht aneinanderschließenden dorsalen Apophysen des dritten und vierten Epibranch. gebildet wird, liegt als platter, dreieckiger Muskel dem Os pharyng. sup. auf und inseriert am Innenrande des dritten Pharyngobranchiale.

[Der sogenannte obliquus dorsalis posterior (o.d.p.) besteht aus Fasern, die zwischen dem Keratobranch. IV und dem fünften Kiemenbogen verlaufen und bildet bald einen Muskel für sich, bald schließt er sich der Pharyngealmuskulatur unmittelbar an.]

3. Der Transversus dorsalis (Tr.) bildet eine Schicht querer Muskelfasern, welche zwischen den beiderseitigen Oss. pharyng. sup., sowie den Epibranch. des dritten und vierten Kiemenbogens eine Brücke bilden. Eine die Retractores (R) an der Dorsalseite überspannende quere Muskellamelle (Tr. v) ist offenbar ein mehr oder weniger reduzierter Rest des Transversus des fünften Kiemenbogens. Für die Acanthopterygier usw. ist charakteristisch, daß sich dem Vorderrande des Transversus ein eigentümlicher Muskel anschließt, welcher sich aus demselben herausdifferenziert hat, und den ich als Obliquo-transversus bezeichne (o.tr.). Meistens sehr dick, liegt er kappenartig den Oss. pharyng. sup. auf und überlagert die Insertion des Obliquus. Seine Fasern inserieren an den Rändern der oberen Schlundknochen ($o.tr._1$) ein Teil jedoch bildet einen oftmals scharf gesonderten Abschnitt ($o.\ tr_2$), welcher sich seitwärts zwischen den beiden Levatores interni einschiebt und am Epibranchiale des zweiten Kiemenbogens inseriert. Eigentümlich ist es, daß mit wenigen Ausnahmen diese Insertion an der Außen- oder (bei quergestelltem Epibranchiale) an der Vorderseite derjenigen des Lev. II liegt. Allis (1903) hat diese Muskelabteilung fälschlich für einen dem eigentlichen Obliquus gleichwertigen Obliquus des zweiten Kiemenbogens gehalten, obwohl er den Zusammenhang mit dem Transversus erkannte. Die ihm sonderbar vorkommende Innervation durch den zum dritten Kiemenbogen gehörigen Vagusast,

über die er (l. c. S. 210) eine ausführliche Untersuchung anstellte, findet in der von mir (1912, S. 166—169) aufgedeckten Wesensart dieses Muskels ihre unmittelbare Erklärung.

4. Der Retractor ossium pharyngealium (R) ist ein den obengenannten höheren Teleostiern ausschließlich zukommender Muskel. Er entspringt an der ventralen Fläche der vorderen Wirbel und inseriert sich nach rostralem Verlauf an der Hinterfläche des Os. pharyng. sup. Der von Vetter (1878) beschriebene Retractor der Cypriniden ist wahrscheinlich diesem Muskel nicht homolog.

Von dem hier beschriebenen, bei der großen Mehrheit der Acanthopterygier sehr scharf ausgeprägten Typus weichen selbstverständlich einzelne Gattungen oder Familien in mehreren Hinsichten ab. Ich unterscheide diese Abweichungen in typische und atypische. Typische nenne ich solche, welche offenbar zu verstehen sind als Überbleibsel der älteren, in mancher Hinsicht reicheren Ausstattung des betreffenden Muskelsystems. Als solche sehe ich an das Vorkommen der Obliqui inferiores, wie sie von Vetter (1878, S. 508) bei *Esox* beschrieben sind, bei den Scombridae und bei *Xiphias gladias* (Fig. 15, $o.i._2$). Atypisch hingegen nenne ich diejenigen, welche entweder in Umbildungen der einzelnen Muskeln bestehen und öfters (z. B. bei den Labridae, Fig. 11) in der eigentümlichen Bechaffenheit der oberen Schlundknochen ihren Grund haben, oder aber als Neubildungen zu verstehen sind, wenigstens nicht als direkte Fortsetzung eines primitiven Zustandes. Man wird solchen in den nachfolgenden Seiten dann und wann begegnen.

Adductores arcuum branchialium. Sie sind nur ausnahmsweise gut ausgebildet und fehlen oft gänzlich.

Ventrale Kiemenbogenmuskulatur (Fig. 18, 31, 44). Wie an der Dorsalseite die Retractores, so bilden an der Ventralseite des Kiemenkorbs die Pharyngo-hyoidei (Fig. 44, Ph.hy.) eine für die höheren Teleostier charakteristische Muskelgruppe. Der meistens spindelförmige Pharyngo-hyoideus entspringt, wie sein Name besagt, am Os. pharyngeus inferior und inseriert sich an das Urohyale. Er liegt den andern Muskeln an der Ventralseite auf. Als weitere konstante, jedoch auch anderswo vorkommende Muskeln sind noch anzuführen.

a) Drei Obliqui ventrales ($o_1$-$_3$), am ersten bis dritten Kiemenbogen, zwischen Keratobranch. und Hypobranch. In der Regel ist der dritte am besten ausgebildet, sehr oft auch in zwei Teile gespalten (Fig. 18, $o_3$, $o'_3$), wobei der eine Teil statt am Hypobranch. III an einer bogenförmig die beiden Hypopranch. III verbindenden Bindegewebsstrang (der »halbelliptischen Sehne«) inseriert.

b) Fast ausnahmslos vorhanden ist der Interarcualis III/IV (Fig. 18, 44 i.a.), welcher das Keratobranchiale des vierten Kiemenbogens entweder mit dem dritten Hypobranch. direkt oder mit der obengenannten »halbelliptischen Sehne« in Verbindung setzt. Von sonstigen longitudinalen Muskeln sind noch öfter ein Arcuo-hyoideus (dritter Kiemenbogen bis Urohyale), ein Pharyngo-arcualis (dritter Bogen bis Os. pharyng. inf.; kommt vor bei *Pleuronectes*, Dietz 1912, S. 64), sowie Interarcuale ventrales oder laterales (Fig. 44, i.a.$_1$-$_2$, i.a.l.$_1$-$_3$) usw. zu unterscheiden; sie gehören jedoch keineswegs zu den konstanten Vorkommnissen.

c) Ein Transversus arc. IV (Tr.IV) und ein Transversus arc. V (Tr.V, Vetters Pharyngeus transversus) sind zwischen den beiderseitigen Keratobranch. des vierten Kiemenbogens bzw. den Oss. pharyng. inf. als eine quere Faserlamelle ausgespannt.

d) Die beiden bandförmigen Pharyngo-claviculares, der externus und internus (Ph. cl.e. und i.) entspringen an der Clavicula; ersterer am horizontalen Ast; er steigt senkrecht empor und inseriert an das Oss. pharyng. inf. Der zweite entspringt am aufsteigenden Ast; er verläuft in wagerechter Richtung nach vorne und kreuzt an seiner Insertion diejenige des Externus an der Innenseite. Öfters haben jedoch sekundäre Verschiebungen zur Folge gehabt, daß die beiden Muskeln sich gar nicht mehr berühren; dann und wann sind sie der Medianlinie genähert, und ihre Insertion, namentlich die des Internus, schiebt sich zwischen den Hinterrand des Transversus IV und den Vorderrand des Transversus V hinein. Als dritter Muskel tritt in seltenen Fällen ein Arcuo-hyoideus hinzu (Fig. 18, A.cl. Vgl. den beigefügten Text).

Die Innervation der Kiemenbogenmuskeln geschieht durch die zu den betreffenden Kiemenbogen gehenden Glossopharyngeus- bzw. Vagusäste. Die beiden Levatores interni bekunden sich als ursprünglich zum ersten und zweiten Kiemenbogen gehörig, indem sie trotz ihrer Insertion am Pharyngobr. II bzw. III durch den Glossopharyngeus bzw. den ersten Vagusast versorgt werden. Von der Innervation des Obliquo-transversus war schon die Rede. Die an den hinteren, namentlich am fünften Bogen inserierenden Muskeln, also der Pharyngo-hyoidens, Pharyngo-arcualis, Obliquus dorsalis posterior, die Transversi (dors. und ventr.), Levatores posteriores und Pharyngo-claviculares werden innerviert durch den zwischen dem dritten Vagusast und dem Ramus intestinalis liegenden Ramus pharyngeus inferior. Es ist merkwürdig, daß über die Innervation der verschiedenen Kiemenbogenmuskeln und namentlich der Pharyngo-claviculares, eine große Zahl sich widersprechender Angaben in der Lite-

ratur bestehen (Dietz, 1912, S. 179). Noch immer ist die größtmögliche Verwirrung der vorherrschende Zustand. Obgleich hier nicht die Stelle ist, sich mit der heiklen Frage der Möglichkeit einer sekundären Innervation zu beschäftigen, so will ich es doch ohne Rückhalt aussprechen, daß auch ich ebenso wie Holmquist und Edgeworth, in der Innervation eines Muskels ein zwar bisweilen sehr schätzbares, niemals aber das einzige und immer den Ausschlag gebende Kriterium zur Feststellung seines morphologischen Charakters sehen kann; es ist vielmehr meine aus dem Studium einer größeren Anzahl Gattungen gewonnene Überzeugung, daß dieselbe öfters als ein Merkmal zweiten Ranges angesehen werden muß.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Für sämtliche Figuren gültige Bezeichnungen.

Die Muskeln sind durchgängig mit aufrechten, die Skeletteile und Nerven mit schiefen Buchstaben bezeichnet, die ersteren ohne, die letzteren mit Majuskel. o. und i. hinter dem Namen eines Muskels stehend, bedeutet Ursprungs- bzw. Insertionsstelle desselben; ebenso ein beigefügtes t = Sehne des genannten Muskels. Ein mit Akzent bezeichneter Buchstabe (z. B. $A_1'$) bedeutet einen Teil des Muskels, der entweder abgespalten ist oder sich sonst durch irgend eine Eigentümlichkeit hervorhebt; das Nähere ist im Texte nachzusehen.

$A_1$, $A_2$, $A_3$ Teile des Adductor mandibulae.

$A_1\alpha$, $A_1\beta$ Teilstücke von $A_1$.

A.a.b.$_{1\text{-}3}$ Adductores arcuum branchialium des ersten bis dritten Kiemenbogens.
A.a.p. Adductor arcus palatinus.
A.cl. Arcuo-clavicularis.
Ad.o. Adductor operculi.
A.h. Adductor hyomandibularis.
$A_1$md. Mandibularabschnitt von $A_1$.
$A_1$mx. Maxillarabschnitt von $A_1$.

D. Dorsalmuskeln des Rumpfes.
D.op. Dilatator operculi.

*e.br.*$_{1\text{-}4}$. Epibranchiale des ersten bis vierten Kiemenbogens.
*ee* Exethmoid.

*Fac.* Facialis.
*fr.* Frontale.

*hm.* Hyomandibulare.
*hy.* Hyoid.
Hy.hy.i. Hyo-hyoideus inferior.

Hy.hy.i.l. laterale Faserzüge desselben.
Hy.hy.i.m. mediale Faserzüge desselben.
Hy.hy.s. Hyo-hyoideus superior.

i.a. Interarcualis III/IV.
i.a.$_1$-$_2$. Interarcuales ventrales des ersten und zweiten Kiemenbogens.
i.a.l.$_1$-$_3$. Erster bis dritter Interarcualis lateralis.
i.m. Intermandibularis.
i.m.p. Intermandibularis posterior.
*inf.o.* Infraorbitalknochen.
*i.op.* Interoperculum.

*k.br.*I-IV. Keratobranchiale des ersten bis vierten Kiemenbogens.
*k.o.* Kiemenöffnung.

L.I-IV. Levator externus des ersten bis vierten Kiemenbogens.
L.a.p. Levator arcus palatini.
L.i.a. Levator internus anterior.
L.i.p. Levator internus posterior.
L.op. Levator operculi.
L.IVp. Levator posterior des vierten Kiemenbogens.

*md.* Mandibulare.
*m.e.* Mesethmoid.
*mx.* Maxillare.

o. Obliquus dorsalis.
o.$_{1—3}$. Obliquus ventralis des ersten bis dritten Kiemenbogens.
o.d.p. Obliquus dorsalis posterior.
o.i.$_{1—3}$. Erster bis dritter Obliquus dorsalis inferior.
*op.* Operculum.
*o.ph.i.* Os. pharyngeale inferior.
*o.ph.s.* Os. pharyngeale superior.
o.tr$_1$. Obliquo-transversus; medianer Teil.
o.tr$_2$. Obliquo-transversus; lateraler Teil.

*p.fr.* Präfontale.
*Ph.* Pharynxmuskulatur.
*ph.br.*$_1$. Pharyngobranchiale des ersten Kiemenbogens.
Ph.cl.e. oder ph.cl.e. Pharyngo-clavicularis externus.
Ph.cl.i. oder ph.cl.i. Pharyngo-clavicularis internus.
Ph.hy. Pharyngo-hyoideus.
P.hy. Protractor hyoidei (Genio-hyoideus).
*pl.* Palatinum.
*pr.mx.* Prämaxillare.
*pr.pr.o.* Processus praeorbitalis.
*pr. op.* Präoperculum.
*p.t.* Posttemporale.
*ptm.* Posttemporale ( in Fig. 34).
*pt.ot.* Pteroticum.

*qu.* Quadratum.

R. Retractor ossium pharyngealium.
*R.br.* oder *r.br.* Radii branchiostegales.
*R.m.tr.* Ramus mandibularis trigemini.

s. Muskelseptum.
*scl.* Supraclaviculare.
*s.op.* Suboperculum.
*sy.* Symplecticum.

t. Bindegewebsstrang.
Tr.II-V. Transversus (dorsalis oder ventralis) des zweiten bis fünften Kiemenbogens.
tx. Kreuzweise verlaufende Bindegewebsstränge.

*vo.* Vomer.

z. Zusammenhang zweier Muskelportionen.

---

## I. Perciformes.

Von den zur Abteilung der Perciformes gerechneten Teleostiern bildeten 28 Arten, auf 19 Gattungen und 8 Familien verteilt, den Gegenstand meiner Untersuchung. Es sind dies (nach der von BOULENGER im siebenten Band des »Cambridge Natural History« innegehaltenen Reihenfolge):

Fam. 9. Percidae.
*Perca fluviatilis.*
*Lucioperca sandra.*
Fam. 11. Serranidae.
*Morone (Labrax) lupus.*
*Serranus scriba.*
*Serranus cabrilla.*
Fam. 16. Sciaenidae.
*Corvina nigra.*
Fam. 23. Sparidae.
*Dentex vulgaris.*
*Oblata melanura.*
*Cantharus vulgaris.*
*Box salpa.*
*Box boops.*
*Sargus vulgaris.*
*Sargus rondelettii.*
*Pagrus vulgaris.*
*Pagellus erythrinus.*
*Pagellus centronotus.*

*Pagellus mormyrus.*
*Pagellus acarne.*
*Chrysophrys aurata.*
Fam. 24. Mullidae.
*Mullus barbatus.*
*Mullus surmuletus.*
Fam. 26. Caproidae.
*Capros aper.*
Fam. 34. Pomacentridae.
*Heliases chromis.*
Fam. 35. Labridae.
*Labrus festivus.*
*Labrus turdus.*
*Crenilabus pavo.*
*Ctenolabrus melops.*
*Coris vulgaris.*
*Coris giofredi.*

### a) Adductor mandibulae.

$A_1$. Betreffs dieser Muskelabteilung entspricht der Adductor mandibulae von *Perca* (Vetter, 1878, S. 492 und Taf. XIV, Fig. 13) ziemlich genau den in der Einleitung wiedergegebenen einigermaßen theoretisch gehaltenen typischen Verhältnissen. Der zweite von mir untersuchte Vertreter der Percidae, *Lucioperca*, weicht jedoch schon ab, indem der Ursprung der Portion $A_1$ sich dorsad und rostrad ausbreitete über einen beträchtlichen Teil der Schädelseitenwand, namentlich des Sphenoticum, und auch noch den letzten Infraorbitalknochen berührt.

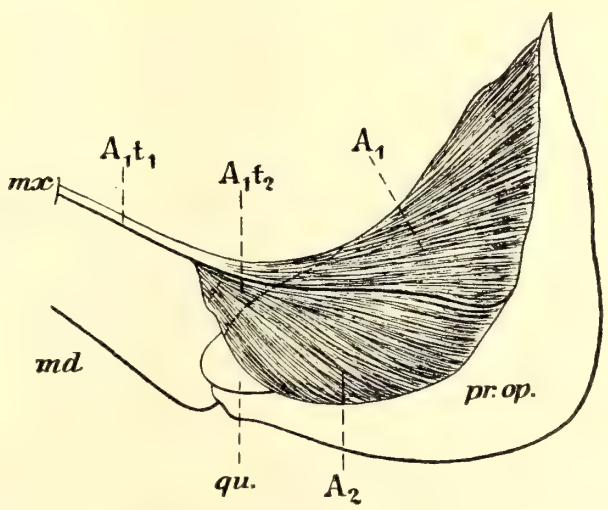


Fig. 1. *Oblata melanura.* Adductor mandibulae und Umgebung.

Die größte Formenmannigfaltigkeit zeigten die Sparidae. Es lassen sich innerhalb dieser Familie drei Haupttypen unterscheiden. Bei dem ersten, und, wenigstens dem Anschein nach, einfachsten Typus hat der flache Muskel eine dreieckige Gestalt (Fig. 1); er verschmälert sich beträchtlich nach vorn, bildet unter und hinter dem Auge eine Fascie und geht dann in eine lange Sehne

über, welche weit vorn an der Innenseite des Maxillare inseriert ($A_1t_1$). Die Insertion am Unterkiefer findet statt mittels einer bandförmigen Sehne (Fig. 1, $A_1t_2$), welche vom Oberrande der genannten suborbitalen Fascie ausgeht, sich der Innenseite von $A_1$ und $A_2$ entlang zum Mandibulare hinzieht, jedoch bevor sie dasselbe erreicht, schon mit der von $A_3$ kommenden Sehnenplatte verschmilzt. Ein derartig gebildeter Muskel fand sich bei den untersuchten Arten der Gattungen *Oblata*, *Cantharus* und *Sargus*, außerdem bei *Pagellus acarne* und *Pag. centronotus*. Der zweite Typus wurde gefunden bei *Pagellus erythrinus*, *P. mormyrus*, bei *Pagrus* (*vulgaris*), *Chrysophrys* (*aurata*) und *Dentex* (*vulgaris* [Fig. 2]). Es lassen sich deutlich zwei Muskelbäuche unterscheiden, welche jedoch zusammengewachsen sind. Der eine (Fig. 2, $A_1$mx.) ist dick spindelförmig; er entspringt hauptsächlich vom sub-

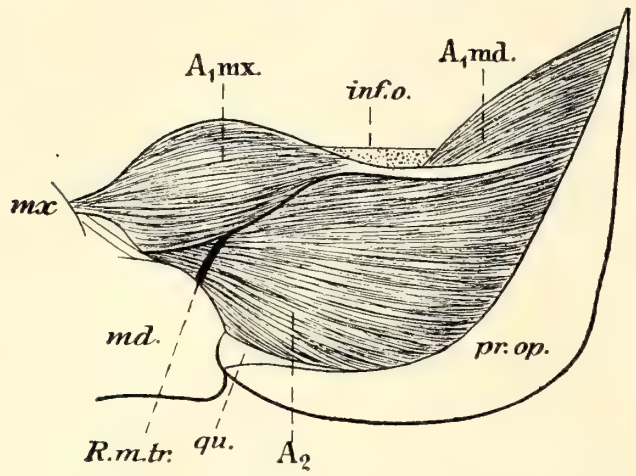


Fig. 2. *Papris vulgaris*; dasselbe.

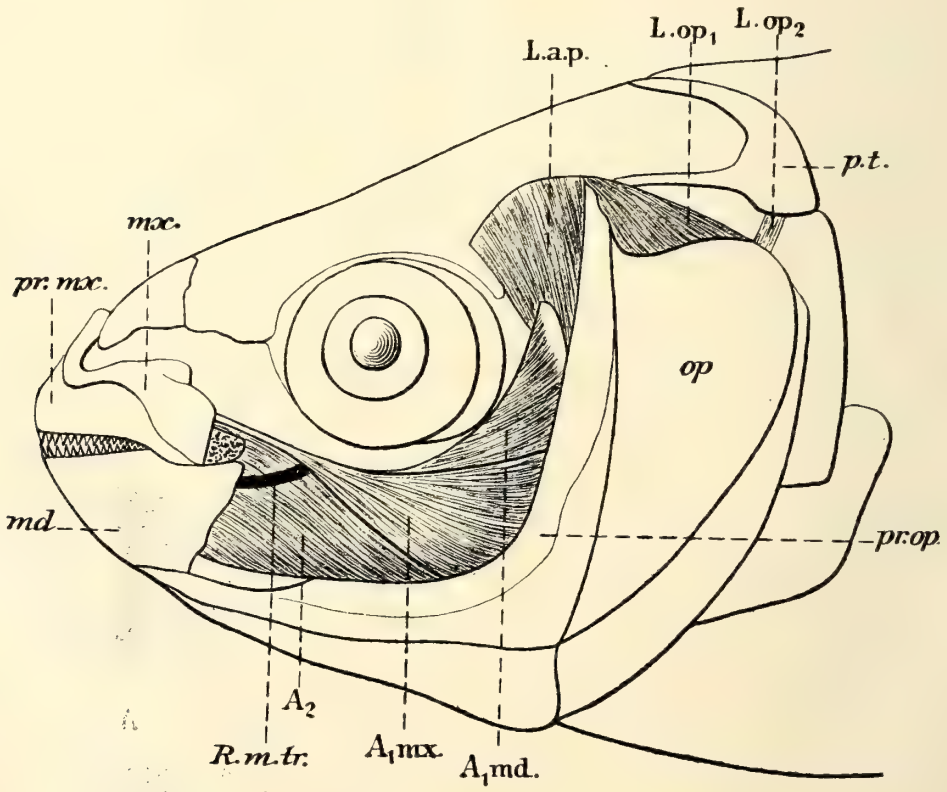


Fig. 3. *Box salpa;* oberflächliche Kopfmuskulatur.

orbitalen Fortsatz des zweiten Infraorbitalknochens (suborbital shelf) und setzt sich nur noch mittels einer schmalen, mit dem zweiten Teil

festverwachsenen Sehne mit dem Präoperculum in Verbindung. Er inseriert nur an den Maxillae. Der zweite Muskelbauch (Fig. 2, $A_1$md.) ist ganz flach, hat eine dreieckige Gestalt und entspringt am oberen Drittel des vertikalen Teils des Präoperculums. Hinter dem Auge kommt er an die Oberfläche, sonst wird er von der Sehne des vorderen Bauches und von $A_2$ bedeckt. Mit dem ersteren fest verwachsen, inseriert er am Mandibulare.

Bei der Gattung *Box* (untersucht sind *B. salpa* und *B. boops*) ist der ganze Muskel in zwei dreieckige, platte Lamellen zerfallen, welche wir nach ihrer ausschließlichen Insertion den maxillaren (Fig. 3, $A_1$mx.) und mandibularen Teil (Fig. 3, $A_1$md.) nennen. Der erste entspringt am Vorderrande des Präoperc. an der ventralen Hälfte des aufsteigenden Teils. Er liegt ganz oberflächlich, und seine Fasern steigen nach vorn auf bis zur langen, nur am Max. befestigten Sehne. Der zweite Teil entspringt vom Vorderrande des Hyomand. und stimmt offenbar mit dem

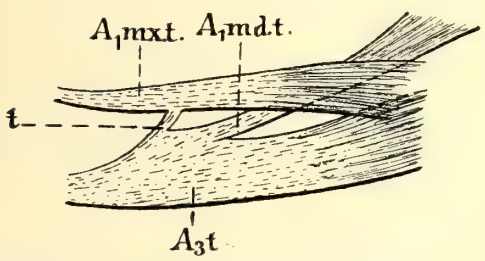



Fig. 4. Verbindung der Sehnen des Add. mand. bei *Box salpa*.

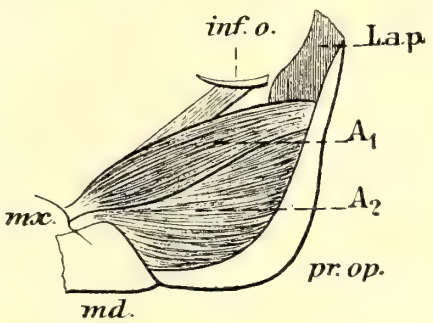



Fig. 5. *Abullus barbatus*. Adductor mandibulae und Umgebung.

postorbitalen Teil des zweiten Typus überein; er kommt erst hinter dem Auge an die Oberfläche und wird in seinem vorderen Teile von $A_1$mx. und $A_2$ bedeckt, geht jedoch schnell in eine lange, zum Mandibulare führende Sehne über. Eine kleine Strecke vor der Insertion sind die beiden Sehnen durch eine kurze Zwischensehne unter sich verbunden (Fig. 4 t).

Der erste der drei beschriebenen Typen ist scheinbar der einfachste; ich glaube jedoch, daß es sich in Wirklichkeit umgekehrt verhält. Solches erhellt aus dem sonderbaren Verlauf der für das Mand. bestimmten Sehne, welche vom Oberrande der suborbitalen Fascie entspringt, und aus seiner tiefen Lage, denn er wird nicht nur von $A_1$, sondern auch von $A_2$ bedeckt. Dies wird sofort begreiflich, wenn wir uns die einheitliche Muskelplatte bei *Cantharus*, *Sargus*, *Pagellus part.* vorstellen als aus der Verwachsung der beiden bei *Box* zu unterscheidenden Teile hervorgegangen. Hierbei hat sich die Sehne des mandibulären Teils selbstverständlich der Innenseite der Maxillarsehne angelagert und bildet, zusammen mit der verbindenden Zwischensehne (Fig. 4, t), die Mandibularinsertion.

Bei *Oblata* läßt sich zudem bisweilen die einheitliche Muskelplatte ohne viel Mühe spalten, und zwar in so ziemlich mit einem Maxillar- und Mandibularteile übereinstimmende Stücke. Der zweite Typus ist ebenfalls aus dem dritten hervorgegangen, aber außer der Verwachsung hat auch noch ein Übergreifen des Maxillarteils auf die infraorbitale Knochenlamelle und die Konzentration desselben zu einer spindelförmigen, fast präorbital liegenden Masse stattgefunden.

Die übrigen Familien zeigen eine weit geringere Formenmannigfaltigkeit des Add. mand., als die Sparidae. Für *Mullus* ist charakteristisch, daß $A_1$, ein schmaler flacher Muskel, nur am Maxillare inseriert (Fig. 4) und seinen Ursprung teilweise auf den suborbitalen Infraorbitalfortsatz verlegt hat; die andern Fasern entspringen an einer bestimmten Stelle am Vorderrande des Präoperculare, bei *M. barbatus* sogar nur vermittelst einer schmalen häutigen Verbindung. Offenbar ist der untere Teil des Muskels geschwunden. Bei den Serranidae sind die Muskelfasern der Maxillarsehne entlang nach vorn gerückt und bilden einen spindelförmigen von der übrigen Muskelmasse nicht scharf gesonderten Bauch, der präorbital liegt und an den Infraorbitalknochen entspringt (Fig. 6, $A_1'$).

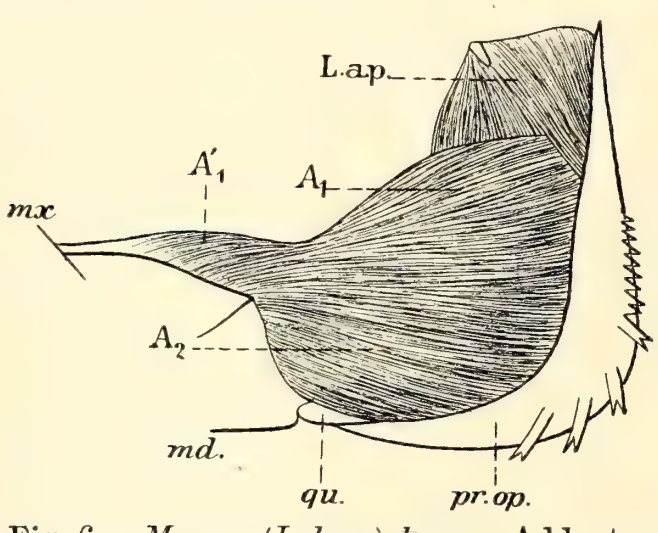



Fig. 6. *Morone* (*Labrax*) *lupus*. Adductor mandibulae und Umgebung.

Unter den Labridae hat bei *Coris* die Abteilung $A_1$ kaum etwas Besonderes aufzuweisen (Fig. 10). Den verwandten Gattungen *Crenilabrus*, *Ctenolabrus* und *Labrus* ist gemeinsam, daß sich der Ursprung ventro-rostrad auch über den horizontalen Teil des Präoperculums und das Quadratum erstreckt; es erscheint also $A_2$ nur noch über $A_1$, unter und hinter dem Auge (Fig. 7) an der Oberfläche, in größter Ausdehnung noch bei *Labrus*.

*Capros* hat nur eine schmale Muskellamelle, wohl wegen des verhältnismäßig sehr großen Auges; die Fasern inserieren in ununterbrochener Reihenfolge an einer vom Max. bis zum Mand. verlaufenden Sehne. Größere Abweichungen zeigen sich bei *Heliastes*. Zwei sehr schmale Muskelbündel, welche vermutlich zusammen $A_1$ vertreten, hängen nur in der Nähe ihrer Ursprungsstelle zusammen; mehr nach vorn sind sie völlig getrennt, verlaufen parallel zueinander an der Oberfläche und inserieren

jeder mittels einer langen Sehne, der obere am Max., der untere an der Außenseite des Mandibulare, ganz in der Nähe des oberen Astes des Dentale.

Sehr eigentümlich sind die Verhältnisse bei *Corvina nigra* (Fig. 8). $A_1$ ist in zwei Teile gespalten, welche sich in allem Wesentlichen verhalten wie $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ bei *Gadus* (Dietz, 1912, Fig. 7). Die oberflächliche

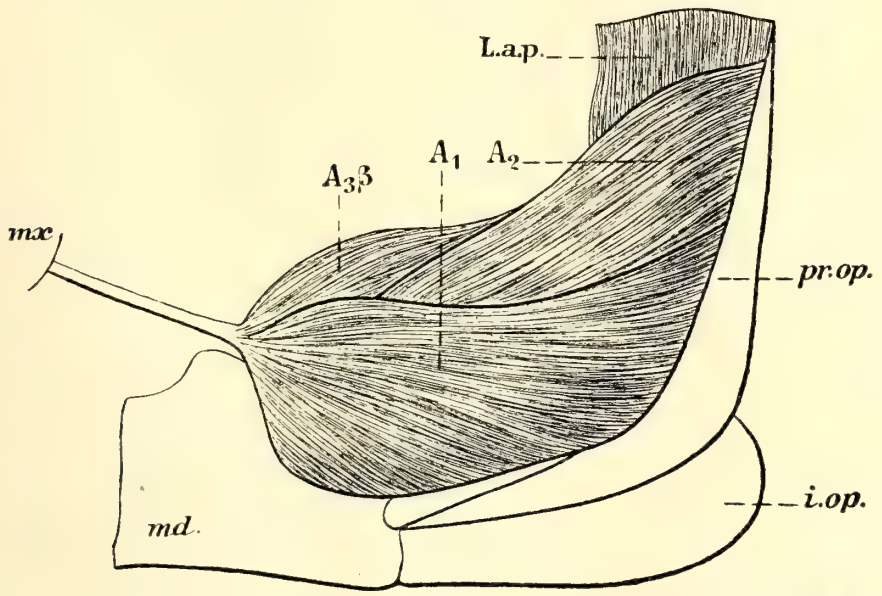



Fig. 7. *Labrux festivus.* Adductor mandibulae und Umgebung.

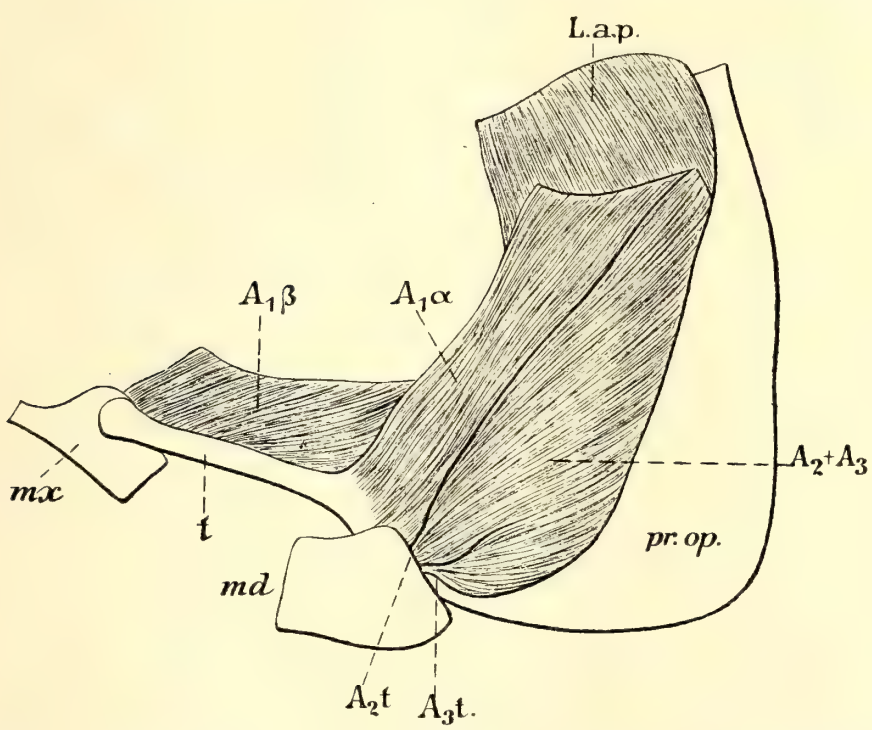



Fig. 8. *Corvina nigra.* Adductor mandibulae und Umgebung.

Portion, eine längliche Muskellamelle (Fig. 8, $A_1\alpha$) entspringt von der Außenseite des Levat. arc. palat. und für einen kleinen Teil vom Hyomand.; seine Fasern verlaufen nach unten und ein wenig nach vorn und inserieren an einer Mandibulo-Maxillarsehne ganz in der Nähe der Mandibula. Die tiefere Portion (Fig. 8, $A_1\beta$) entspringt am Innenrande und an der Außen-

fläche des Palatinbogens, von der Grenze des Hyomand. und Metapteryg. nach vorn bis zum Palatinum. Seine nach vorn zu immer kürzer werdenden Fasern inserieren ohne Sehne direkt am Maxillare.

$A_2$ und $A_3$ zeigen meist noch sehr primitive Verhältnisse. Bei den Serranidae, *Capros*, *Mullus* und *Heliasis* hängen sie ganz fest zusammen, und ihre Unterscheidung als zwei gesonderte Muskelplatten ist ziemlich willkürlich. Auch bei *Corvina* sind sie zusammengewachsen, was sich jedoch als eine sekundäre Erscheinung kundgibt, indem ihre Insertion am Unterkiefer mittels zweier kurzer scharfgesonderter Sehnen stattfindet (Fig. 8, $A_2t$, $A_3t$), und an der Innenseite sich die beiden Portionen deutlich voneinander abheben. Bei *Perca* und den Sparidae ist die Sonderung weiter vorgeschritten. $A_2$ steigt niemals höher als etwa zur Hälfte

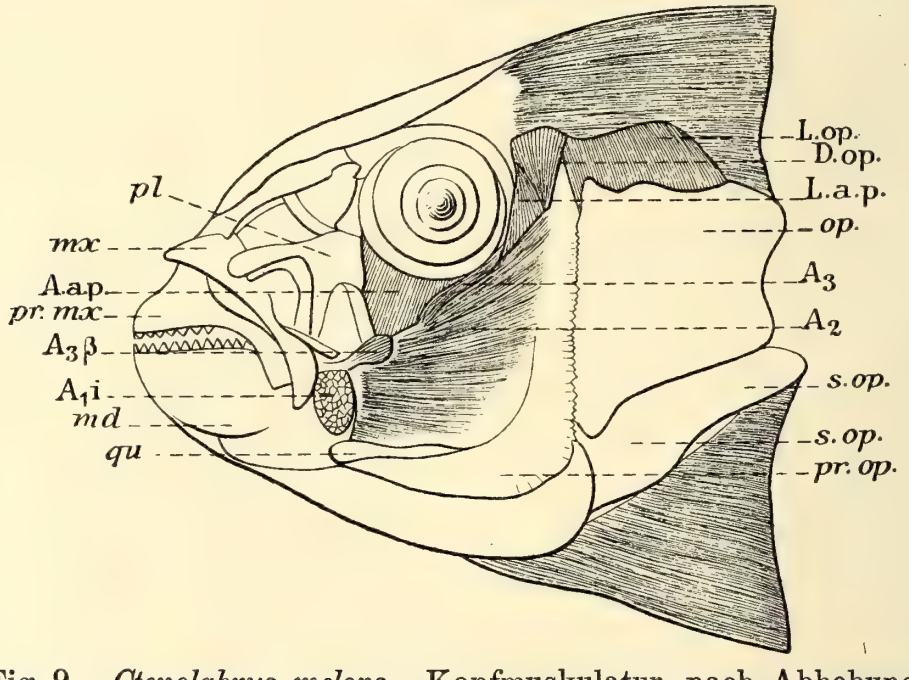



Fig. 9. *Ctenolabrus melops.* Kopfmuskulatur, nach Abhebung der Adductorabteilung $A_1$.

des vertikalen Astes des Präoperculums empor (ausgenommen bei den Labridae, s. weiter unten); er wird daher nur in geringer Ausdehnung von $A_1$ bedeckt und überlagert letzteren hingegen öfters in den vorderen Teilen ein wenig. Der Ursprung der tieferen Portion ($A_3$) ist zwar mehr oder weniger emporgerückt (am weitesten bei *Box* und *Oblata*); verbleibt jedoch immer an der Außenseite des Levat. arc. palat. Etwas komplizierter gestalten sich die Verhältnisse nur bei den Labridae. Wegen der ventro-rostralen Ausbreitung der oberflächlichen Muskelschicht ($A_1$) werden $A_2$ und bei *Labrus* und *Crenilabrus* auch $A_3$ nur oberhalb derselben sichtbar (Fig. 7, $A_2$). Beide haben ihren Ursprung dorsad ausgedehnt, $A_2$ bis zur Spitze des Präoperc., $A_3$ auf den Vorderrand des

Hyomand. bis in die unmittelbare Nähe des Cranialgelenks; der Lev. arc. palat. trennt die hinteren Partien voneinander (Fig. 7, $A_2$, Fig. 9, $A_2$, $A_3$). An der gemeinschaftlichen Sehne festgewachsen findet sich bei *Ctenolabrus* (Fig. 9, $A_3\beta$) ein kleiner Muskelbauch von eiförmiger Gestalt, wie solcher in ähnlicher Form bei *Esox* von VETTER (1878, Taf. XIII, Fig. 7, $A_3\beta$) beschrieben wurde. Bei *Crenilabrus* fehlt er; sehr groß ist er hingegen bei *Labrus* (Fig. 7), wo er unter und ein wenig vor dem Auge an der Oberfläche sichtbar wird und auch mit $A_1$ verwachsen ist.

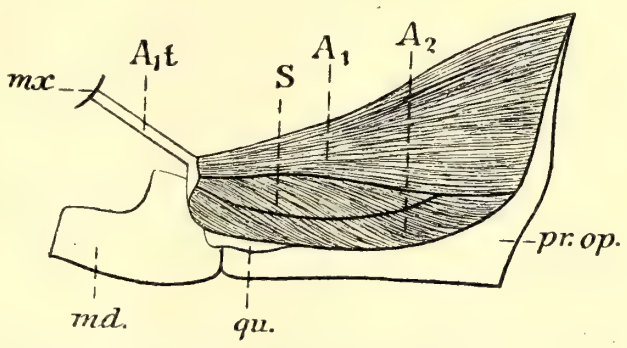


Fig. 10. *Coris vulgaris.* Adductor mandibulae und Umgebung.

Bei *Coris* (Fig. 10) verhalten sich die Abteilungen $A_1$ und $A_2$ zueinander wie bei der Mehrzahl der Teleostier, abweichend also von den drei eben beschriebenen Gattungen. Das gleiche gilt jedoch nicht von $A_3$, dessen Ursprung wie bei den andern Labridae bis in die Nähe des cranialen Hyomandibulargelenkes reicht und außerdem noch die Besonderheit aufweist, daß ein Teil seiner Fasern an der Lateralseite des Lev. arc. palat. entspringt. $A_2$ wird von einem bindegewebigen Septum, das ungefähr dem unteren Rande des Muskels parallel verläuft, in seiner ganzen Länge durchzogen (Fig. 10, s.).

### b) Dorsale Trigeminus- und Facialismuskulatur.

Der Levat. arc. palat. wird meistens nur parallel vom Adduct. mand. ($A_1$) überdeckt; vollständig nur bei *Lucioperca*, infolge der Ausdehnung des Ursprungs von $A_1$ auf einen Teil des Schädels. Nur bei den *Labridae* (Fig. 7, 9) sind $A_2$ und $A_3$ so hoch emporgerückt, daß der Levator sich auf eine kurze Strecke zwischen beide einschiebt; bei *Coris* (vgl. S. 122) trennt derselbe jedoch beide zu $A_3$ gehörige Lamellen voneinander. Der Dilatator operculi liegt bei der Mehrheit der Perciformes zum größten Teile, bei *Box* (Fig. 3) sogar vollständig, unter dem Levat. arc. palat. verborgen.

Der Adductor arcus palatini verharrt in sehr primitiven Verhältnissen bei *Perca* (VETTER, 1878, Taf. XIV, Fig. 13 Ap.), bei *Lucioperca* und den Serranidae. Wie bei den niederen Teleostiern ist die Fissura infraorbitalis noch größtenteils offen, hinten begrenzt von dem Vorderrande dieses Muskels, der sich rostrad höchstens bis auf die hintere Hälfte des Entopterygoids erstreckt. Bei den andern Gattungen ist dagegen schon der se-

kundäre, flache Teil des Muskels entstanden, welcher die Fissura infraorbitalis verschließt. Doch ist er öfters außerordentlich dünn und wird nur von einer einzigen Querfaserschicht gebildet.

Der Adductor hyomandibularis, Adductor und Levator operculi schließen überall dicht aneinander an; der zweite Levator operculi (L. op. 2) ist in den meisten Fällen gar nicht oder kaum vorhanden.

### c) Ventrale Trigeminus- und Facialismuskeln.

Ein Intermandibularis fehlt keiner der untersuchten Arten.

Der Protractor hyoidei (Genio-hyoideus auct.) gehört zum dreiteiligen, zwei Myocommata enthaltenden Typus; doch ist die hintere Zwischensehne öfters schwer zu sehen, bei den Labridae fehlt sie wahrscheinlich; es ist mir wenigstens nicht gelungen, dieselbe aufzufinden. Die Insertion ist doppelt, ventral wie dorsal vom Intermand.; der ventrale Vorderteil des Muskels ist ungepaart, nur in der unmittelbaren Nähe der Insertion weichen die beiden Seitenhälften meistens ein wenig auseinander.

Hyo-hyoideus superior wie inferior bieten wenig Bemerkenswertes. Letzterer weist durchgängig die bekannten kreuzweis verlaufenden medialen Muskelbündel auf. Nur die Labridae verhalten sich abweichend, indem bei ihnen eine querverlaufende Lamelle gebildet wird, deren Fasern sich rostralwärts in immer spitzerem Winkel in der Medianlinie begegnen, um sich zuletzt in einem nach vorn verlaufenden sehnenartigen Strang fortzusetzen, welcher in der Gegend der Hyoidsymphyse allmählich verschwindet.

### d) Dorsale Kiemenbogenmuskeln.

Alle Perciformes besitzen die wahrscheinlich für die höheren Teleostier charakteristische Muskulatur an den dorsalen Enden der Kiemenbögen, welche oben als acanthopterygoider Typus beschrieben wurde. Sie findet sich bei ihnen in ihrer primitiveren Gestalt, indem noch ein Levator ext. arc. III vorhanden ist und der Lev. arc. V, wenn auch nur indirekt, am fünften Kiemenbogen inseriert. Auch der Obliquo-transversus verharrt im allgemeinen auf einer ziemlich niederen Stufe, indem er sich nur wenig über das Niveau des Transversus dorsalis erhebt, seine Fasern meistens noch den einfachen queren Verlauf zeigen und das Mittelstück ohne scharfe Grenze in die Lateralpartien übergeht.

Bei der Gattung *Morone* (*Labrax*) weicht der Obliquo-transversus in zwei Punkten ab. Erstens erstreckt er sich rostrad auch bis auf den ersten Kiemenbogen, dessen Epibranch. er durch ein Querbündel mit

seinem Gegenstück verbindet. Zweitens begegnen wir einem kleinen schwach spindelförmigen Muskel, der von dem Epibranch. II zum Phar. branch. III verläuft. Er wäre somit als ein Interbranchialis zu bezeichnen (oder Obliquus dorsalis inferior). Dem steht nun freilich seine in diesem Falle gänzlich isolierte Stellung entgegen, indem sich weder ein serial homologer Muskel an dem andern Kiemenbogen vorfindet, noch eine ihm zu vergleichende Bildung bei den Perciformes bekannt ist.

Ich betrachte es denn auch überhaupt nicht als unmöglich, daß wir hier nur einen abgespaltenen Lateralteil des Obliquo-transv. vor Augen haben; die Innervation, welche in diesem Falle mit ziemlicher Gewißheit den Ausschlag geben könnte, habe ich leider an meinem Präparate nicht verfolgen können. Die dorsale Kiemenbogenmuskulatur der Labridengattungen *Labrus*, *Crenilabrus* und *Ctenolabrus* weist mehrere interessante Besonderheiten auf, welche eine eingehendere Besprechung rechtfertigen. Die Abweichungen von dem sonst so einförmigen Typus der Acanthopterygier usw. sind zwar nicht fundamental, aber immerhin beträchtlich; und weil sie offenbar in Beziehung stehen zu der eigentümlichen Gestalt und Entwicklung der Ossa pharyng. sup., hat man Ursache, zu vermuten, daß sie allen Gattungen der Labridae zukommen und somit ein vorzügliches Familienmerkmal darstellen.

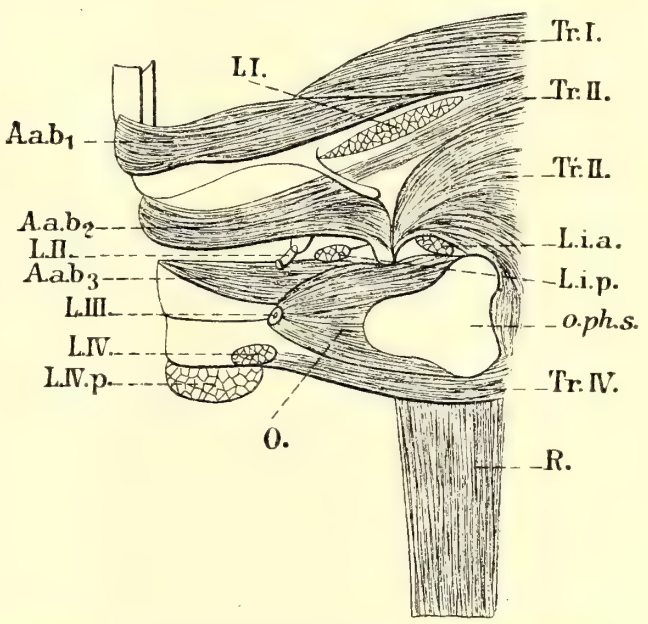



Fig. 11. *Ctenolabrus melops*. Muskulatur an den dorsalen Enden der Kiemenbögen, von der Dorsalfläche gesehen; die Levatores sind entfernt.

Die Levatores verhalten sich wie gewöhnlich; nur ist bei *Ctenolabrus* (Fig. 11, $L_1$) und *Crenilabrus* der Lev. arc. I nach seiner Insertion hin (direkt am Körper des ersten Epibranch.) verbreitert. Umgekehrt verjüngen sich die Levatores II und III nach ihrer Insertion hin beträchtlich. Auffallender sind die Eigentümlichkeiten der Quermuskulatur. Ein eigentlicher Obliquo-transversus wird nicht gebildet; an den gewöhnlich von ihm eingenommenen Stellen fehlt jegliche Muskelsubstanz (Fig. 11, *o.ph.s.*); der Levat. int. ant. und post. sind also nicht, wie sonst, durch zwischengeschobene Lateralteile dieses Muskels, welche sich zum Epibr. II begeben, getrennt. Nur ein medio-dorsaler Fortsatz des zweiten Epibranch. erstreckt sich zwischen beiden. Die Oberseite der Ossa pharyng.

sup. (fast gänzlich von dem großen Pharyng. branch. III gebildet) ist vollständig unbedeckt.

Der Rückbildung des Obliquo-transv. an den typischen Stellen wird jedoch durch eine sekundäre Entwicklung in rostraler Richtung das Gleichgewicht gehalten. Dicke Querbündel ertrecken sich die Vorderseite entlang zwischen den beiderseitigen Epibranch. des ersten Kiemenbogens (Fig. 11, Tr.I.); ebendasselbe gilt für die Epibranch. II, nur sind hier nur wenige Faserzüge vorhanden, welche offenbar nicht mit den lateralen Teilen des Obliq.-transv. der andern Teleostierfamilien zu vergleichen sind, wie schon aus dem abweichenden Verhalten zu den beiden Levatores interni gefolgert werden kann. Caudalwärts schließen sich demselben die die Phar. branch. II verbindenden und bedeckenden Teile des Transv. dors. an; weiter nach hinten nehmen dessen Fasern eine zuerst schräge, dann fast longitudinale Richtung an; sie verlaufen zwischen den großen Phar. branch. III, verbinden die einander zugekehrten Flächen derselben und stellen zuletzt eine schmale Verbindung mit den dorsalen Teilen der Pharynxmuskulatur her.

Auch der Obliquus (Fig. 11, *O.*) weicht in seiner Insertion ab. Sie beschränkt sich auf die Seiten- und Caudalränder der Ossa pharyng. sup., läßt also ihre Oberseite und deren erhobenen Innenrand, ihre sonstige Ansatzstelle, gänzlich frei. Selbstverständlich kommt diese Insertion nicht mit dem Obliquo-transversus in Berührung. Die Fasern des Obliquus haben eine sehr verschiedene Länge, indem die rostralen und caudalen viele Male länger sind als die in der Mitte liegenden, welche sich an dem benachbarten Außenrand des Os pharyng. sup. festsetzen.

Die eben beschriebene Bildung steht offenbar in Beziehung zu der relativen Starrheit der fast gänzlich von den schweren Phar. branch. III gebildeten Ossa pharyngealia. Die Muskulatur hat die massiveren Teile verlassen und ist auf die beweglicheren Phar. branch. II, Epibranch. I und II übergegangen. Auch die Änderung in der Insertion des Obliquus ist in diesem Sinne zu verstehen.

Bei der Gattung *Coris* ist der Obliquo-transversus an den gewöhnlich von demselben eingenommenen Stellen nachweisbar, wenn auch nur noch in Spuren. Ein dünnes Muskelbündel verläuft längs dem Vorderrande der auch hier völlig unbedeckten Phar. branch. III und erstreckt sich in seitlicher Richtung bis auf das Epibranch. II, wo er sich dem Adductor des Kiemenbogens dicht anlagert. Weil er zwischen den beiden Levatores interni hindurchgeht, entspricht er offenbar dem lateralen Abschnitt des Obliquo-transv. der übrigen Teleostier, und der bei dem andern untersuchten

Labridae vorherrschende Zustand ist noch nicht völlig erreicht. Die rostrale Ausbreitung erstreckt sich noch nicht auf den ersten Kiemenbogen.

Außerhalb der Familie der Labridae habe ich eine Annäherung an ihren Typus der dorsalen Kiemenbogenmuskulatur nur bei *Heliasis* finden können und auch hier nur in sehr geringem Maße. Sie bestand eigentlich nur darin, daß unter den sonst wie bei der Mehrheit der Acanthopterygier sich verhaltenden Muskeln dem Obliquus an seiner Insertion einen scharf umschriebenen Bezirk von etwa elliptischer Gestalt nahe am Innenrande des Os pharyng. sup. unbedeckt ließ, und zwar lag dieser weit nach hinten, indem sonst eine etwaige unvollständige Bedeckung desselben nur in den vorderen Teilen stattfindet. Auch die rostrale Verbreitung über die Epibranch. I hat schon stattgefunden.

Allen untersuchten Labridengattungen gemeinsam ist die außerordentlich starke Ausbildung des Systems der Adductores arcuum branchialium der vorderen drei Kiemenbögen. Es sind (Fig. 11, A.a.b.$_{1-3}$) drei lange platte Muskeln vorhanden, welche den Epibranch. I—III flach aufliegen, und sie in dorsaler Ansicht fast gänzlich bedecken. Der Ursprung reicht bis zum Epipharyngealgelenk hinauf; sie verlaufen wie die Epibranchialia selber, in querer Richtung nach außen und nehmen bis zu ihrer Insertion an den Keratobranch., allmählich an Breite zu.

### e) Ventrale Kiemenbogenmuskeln.

Auch die Muskeln an den ventralen Enden der Kiemenbögen zeigen die wohlbekannten, den höheren Knochenfischen gemeinsamen Verhältnisse, wie dieselben in der Einleitung beschrieben worden sind. Abweichungen finden sich nur, wie schon von vornherein zu erwarten war, bei den Labridae. Infolge der Verwachsung der beiden Ossa pharyng. inf. zu einem unpaaren Knochenstück ist der gänzlich überflüssig gewordene Transversus arc. V verschwunden. Aber auch nochandre, in der unmittelbaren Nähe liegende Muskeln sind beeinflußt worden. Der Transv. arc. IV ist ein ziemlich mächtiger Muskel, wird aber nur noch für den geringeren oberflächlichen Teil von zwischen den beiden Keratobranch. arc. IV ausgespannten Querfasern gebildet (Fig. 12, Tr. IV.), welche sich um die in der Medianlinie weit vorspringende Spitze des unpaaren Os pharyng. inf. an der Ventralseite herumbiegen. Der größere Teil des Muskels (Fig. 12, Tr'. IV.) ist zu einer paarigen Bildung geworden, welche sich jederseits zwischen dem Keratobranch. IV und der demselben zugekehrten Seitenfläche des Os pharyng. inf. erstreckt. In gewissen Fällen jedoch, so bei *Crenilabrus*, *Ctenolabrus* (auch in der Gattung

*Labrus* scheint es vorzukommen, ob aber als konstantes Merkmal, ist zweifelhaft) inserieren auch die Fasern der oberflächlichen Querlamelle an der Seitənfläche des Os pharyng., bilden jedoch nichtsdestoweniger eine Abteilung für sich.

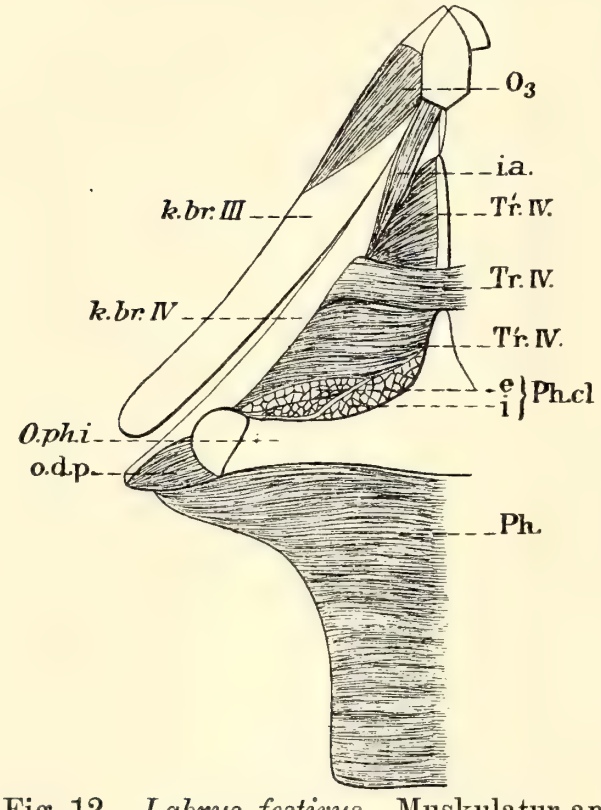



Fig. 12. *Labrus festivus.* Muskulatur an den ventralen Enden des dritten, vierten und fünften Kiemenbogens; die beiden Pharyngeo-claviculares, sowie der Pharyngeo-hyoideus, sind entfernt worden, der letztere völlig.

Auch die Insertion des Pharyngeo-clavicularis internus und externus, namentlich des ersteren am Os pharyng., hat sich geändert; beide haben sich der Vorderseite des quergestellten Körpers entlang der Mittellinie genähert und sich senkrecht zur Körperachse gestellt (Fig. 12, Ph. cl. i. und e.) oder (*Ctenilabrus*) die Insertion des Internus hat ihre longitudinale Lage beibehalten, ist aber nach vorn gerückt auf den schmalen Ventralrand des rostralen Fortsatzes, wo er in der Mediane sein Gegenstück berührt.

## II. Scombriformes.

Fünf Arten waren mir zugänglich:

Fam. 1. Carangidae.
*Caranx trachurus.*
*Seriola dumerilii.*

Fam. 3. Scombridae.
*Scomber scomber* (Allis, 1903, S. 45).
*Auxis rochei.*

Fam. 6. Xiphiidae.
*Xiphias gladius.*

Wie in den meisten andern Merkmalen schließen sich auch in der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur die Scombriformes ziemlich nahe an die Perciformes an. In einzelnen Punkten, z. B. im Bau der dorsalen Facialismuskulatur, sind sie etwas primitiver als jene. Bei *Seriola*, *Auxis* und *Xiphias* hat sich meine Untersuchung nicht auf alle Muskelsysteme erstreckt.

### a) Adductor mandibulae.

Bei den beiden untersuchten Gattungen der Carangidae liegt $A_1$ in der Gestalt eines spindelförmigen Muskels sub- oder größtenteils präorbital; bei *Caranx* (Fig. 13, $A_1$) ist er platt, bei *Seriola* sehr dick. Er entspringt an den Infraorbitalknochen, namentlich dem zweiten und dritten; jegliche Verbindung mit dem Präoperc. oder Hyomand. fehlt. Die zum Max. gehende Portion, welche sehr hoch an demselben und außerdem noch an einem nach innen gerichteten Fortsatz des ersten Infraorb. inseriert, bildet fast den ganzen Muskel, denn der Mandibularteil ist reduziert auf eine kleine Anzahl kurzer, in die Ober- und Unterkiefer verbindende Haut ausstrahlender Fasern (Fig. 13, $A'_1$). $A_2$ und $A_3$ sind kaum getrennt; der Ursprung des ersteren reicht dorsad fast bis zur

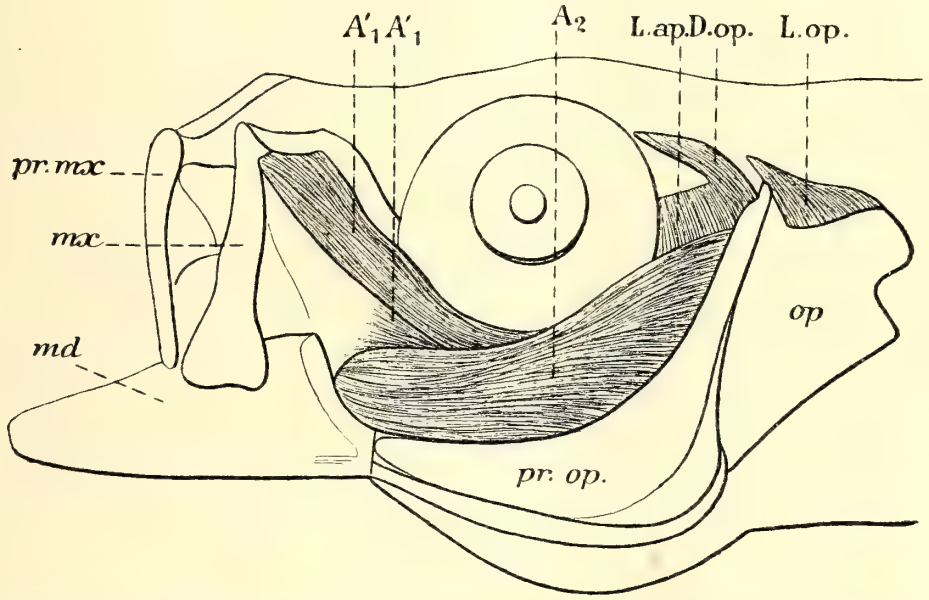



Fig. 13. *Caranx trachurus.* Oberflächliche Kopfmuskulatur.

Spitze des Präoperc. Die gesamte Muskelmasse wird vom Ram. mand. trigemini durchbohrt, indem $A_2$ entsprechend seiner präorbitalen Lage von einem Ast des Ram. maxillaris innerviert wird.

Im Gegensatz zur vorigen Familie zeigt uns die Abteilung $A_1$ der Scombridae die gewöhnlicheren Verhältnisse: die Hauptmasse des Muskels liegt also postorbital, er entspringt am Präoperc. und für einen kleinen Teil am Hyomand. Bemerkenswert sind nur die von Allis (l. c. S. 191 und Taf. IX, Fig. 54) beschriebenen Komplikationen in der Insertion, welche mit nur geringfügigen Abänderungen auch bei *Auxis* vorkommen.

Bei *Xiphias* (Fig. 14) hat der gesamte Adductor mandibulae in lateraler Ansicht ungefähr die Gestalt eines rechtwinkligen Dreiecks. $A_1$ hängt mit $A_2$ fest zusammen; er entspringt nur am oberen Drittel des Präoperc.; seine Fasern verlaufen schräg nach unten und vorn und in-

serieren ohne Sehnenbildung an einem mit dem Max. fest verwachsenen, dasselbe mit der Mandibel verbindenden horizontal verlaufenden Faserstrang. $A_2$ und $A_3$ sind ziemlich unabhängig voneinander und zum größten Teil durch den sich dazwischenschiebenden Levat. arc. palat. getrennt; letzterer hat sein Ursprungsgebiet über das Hyomand. bis in die unmittelbare Nähe des cranialen Gelenks ausgedehnt; seine Fasern verlaufen stellenweise fast senkrecht; hinter dem Auge wird er ein wenig sichtbar.

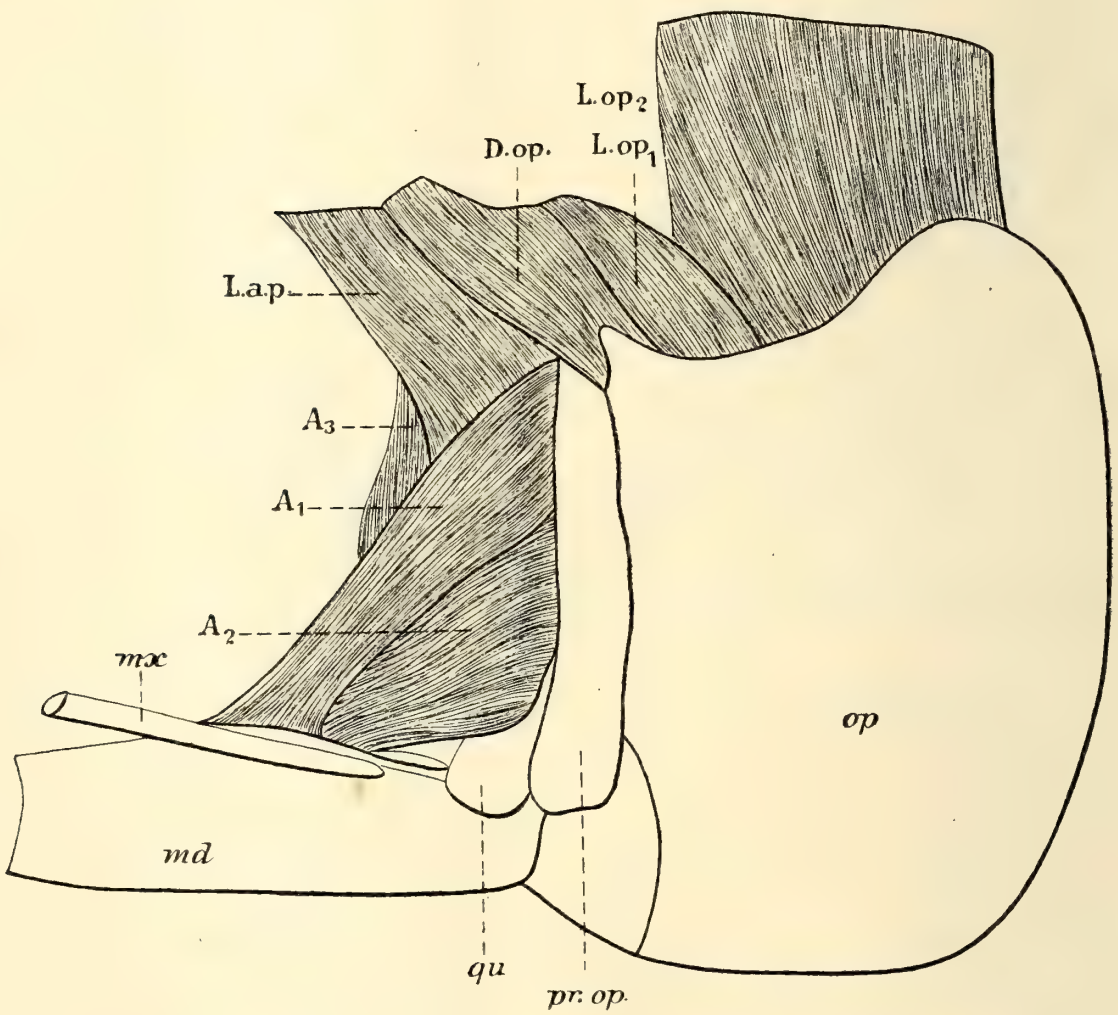



Fig. 14. *Xiphias gladius.* Adductor mandibulae und Umgebung.

### b) Dorsale Trigeminus- und Facialismuskeln.

Der Levat. arc. palat. wird bei den Scombridae und *Xiphias* (Fig. 14), zur Hälfte von $A_1$ bedeckt; bei den Carangidae (Fig. 13), wo dessen Lage und Beschaffenheit solches unmöglich macht, von $A_2$. Nur bei *Xiphias* schiebt sich seine Insertion zwischen $A_2$ und $A_3$ hinein.

Der Dilatator operculi, welcher sich bei *Xiphias* (Fig. 14), wie bei der Mehrzahl der Teleostier der hinteren Fläche des Levat. arc. palat. direkt anlagert, ist bei *Scomber* (Allis, l. c. S. 197) fast gänzlich von demselben getrennt durch den Postorbitalfortsatz. Er hat das Hyomand.

verlassen, ist auf die Dorsalseite des Schädels hinaufgerückt und liegt in der von Frontale und Squamosum gebildeten Grube (»dilatator groove«, Allis, l. c. Taf. IV, Fig. 5dgr.). Bei *Caranx* (Fig. 13, D.op.) sind diese Verhältnisse vorbereitet, indem das obere Ende des Dilatators in einer dorsalen Grube des Schädels liegt und wenigstens in den oberflächlichen Teilen nur die untere Hälfte des Muskels noch mit dem Levat. arc. palat. in Berührung kommt. Die tieferen Fasern jedoch entspringen am Hyomand. und liegen gleich unter dem Levat. arc. palat., wie gewöhnlich.

Die Facialismuskulatur zeigt bei den verschiedenen Familien alle die drei in der Einleitung beschriebenen Stufen. Am primitivsten ist ihr Bau bei *Scomber* (Allis, l.c. S. 201—204 und Taf. V, Fig. 11, Aap., Ah., Ao.), indem sich die kaum differenzierten Muskeln noch lückenlos aneinanderschließen. Der Adductor arcus palatini inseriert nur am Metapteryg. und läßt also die Fissura infraorbitalis größtenteils offen, wie bei einigen wenigen Perciformes. *Caranx* und *Seriola* nehmen die nächst höhere Stufe ein, indem sich die Levatores der Kiemenbögen zwischen den Add. arc. palat. einer- und die Adductor hyomand. und operc. mitsamt dem Levat. operc. anderseits eingeschoben haben, und somit die eine der beiden in diesem Muskelsysteme auftretenden Differenzierungen stattgefunden hat, indem der Adduct. arc. palat. noch auf der gleiche Stufe wie bei *Scomber* verharrt. Bei *Xiphias* endlich hat sich auch die zweite Differenzierung vollzogen, indem die Fissura infraorbitalis von einer immerhin noch sehr dünnen Querfaserschicht geschlossen wird.

In der Regel findet sich nur ein einziger Levator operculi, von dreieckiger Gestalt; doch kommen bei *Xiphias* (Fig. 14) zwei vor, der zweite ist der größere und entspringt an der Außenseite der dorsalen Rumpfmuskulatur, ziemlich hoch hinaufreichend.

### c) Ventrale Trigemino-Facialismuskulatur.

Intermandibularis stets vorhanden; er wird wie gewöhnlich von den Insertionen des Protract. hyoid. dorsal wie ventral umfaßt, bei *Scomber* (Allis, l. c. Taf. X, Fig. 57) außerdem von einer doppelten Sehne durchbohrt. Der zuletztgenannteMuskel unterscheidet sich von derjenigen der Perciformes nur durch das Fehlen des Myocommas in den paarigen Teilen; vielleicht vertritt der sehnige Teil des Muskels, welcher denselben bei *Scomber* (Allis, l. c. Taf. X, Fig. 56) und *Caranx* quer durchzieht, ein solches.

Der Hyo-hyoideus inferior hat überall die primitive Überkreuzung seiner medianen Bündel beibehalten. Bei *Caranx* stehen die Hyo-hyalia infolge der schmalen Unterseite des Kopfes in der Sagitalstellung; dem-

entsprechend inseriert die von der linken Seite kommende, am meisten ventral verlaufende Sehne an der Außenseite des rechten Hypohyale, und umgekehrt die von rechts kommende Sehne an der nach innen gewendeten Fläche des linken Hypohyale.

### d) Dorsale Kiemenbogenmuskeln.

Die Muskulatur an den dorsalen Enden der Kiemenbögen der Scombridae und von *Xiphias gladius* nähert sich in einigen Punkten derjenigen der niederen Teleostier (Fig. 15, vgl. auch Allis. l. c. Taf. X, Fig. 59, Taf, XI, Fig. 60). Der Obliquo-dorsalis ist noch wenig differenziert, er erhebt sich kaum über die andern Teile des Transv. dors.; der mediane Abschnitt (Fig. 15 o.tr.$_1$) geht ohne scharfe Grenzen in die lateralen Teile über (o.tr.$_2$). Wichtiger ist aber das Vorkommen dreier kleiner Muskeln, welche mit den von Vetter (1878) bei *Esox* beschriebenen Obliqui dorsales inferiores übereinstimmen. Allis (l. c. S. 208, 209) nennt sie Interarcuales dorsales und zählt deren fünf, wovon jedoch nur der zweite, dritte und vierte mit den bei *Esox* und *Xiphias* vorkommenden übereinstimmen. Das von Allis als erster Interarcualis dorsalis beschriebene Ligament (l. c. Taf. V, Fig. 11, *I. a.d.I.*) welches am Prooticum entspringt, glaube ich nicht für das wirkliche Homologon eines Muskels halten zu dürfen, während sein fünfter Interarcualis (l. c. Taf. VI, Fig. 29, *I.a.d.V*) der sogenannte Obliquus dorsalis posterior ist (Fig. 15, o.d.p.), der jedoch namentlich bei *Xiphias* sehr deutlich seine primitive dorsale Lage beibehalten hat. (Die drei kleinen Muskeln sind bei *Xiphias* nur zum kleinsten Teil von der Ober-

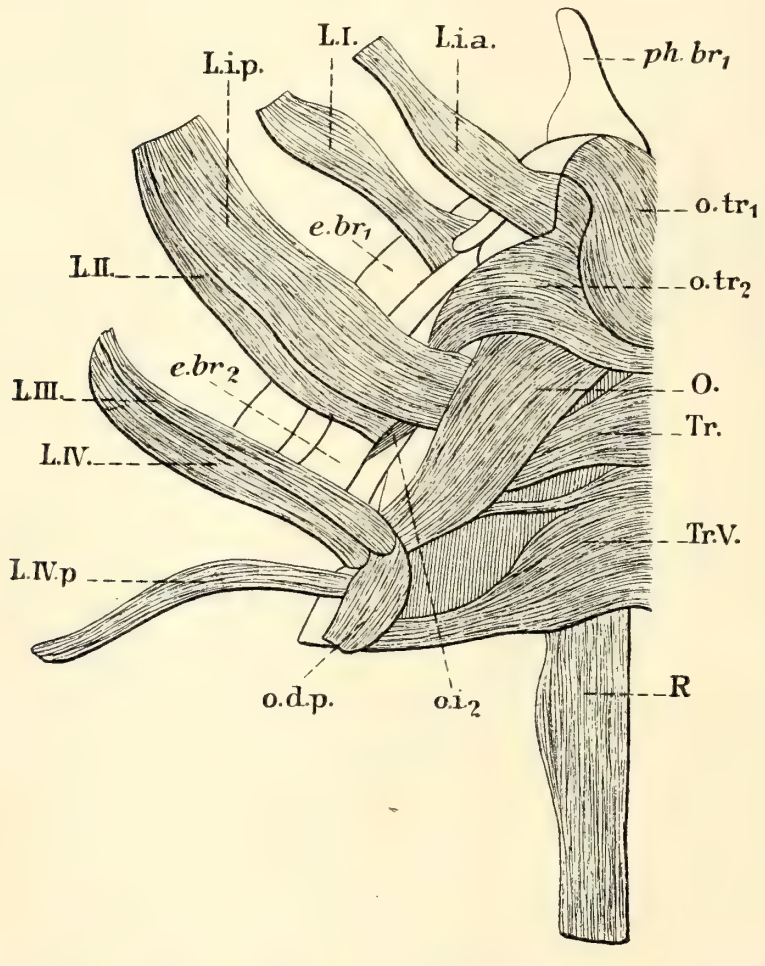



Fig. 15. *Xiphias gladius.* Muskeln an den dorsalen Enden der Kiemenbögen, von der Dorsalseite aus gesehen; die Levatores nach außen umgeschlagen.

seite her sichtbar; in der Fig. 15 ist nur ein einziger dargestellt, in dem die Epibranch. II und III ein wenig auseinandergespreizt wurden [o.i.]). Sonst aber ist der Bau dieser Muskelgruppe wie der eines echten Acanthopterygiers, und sie zeigt die wichtigsten Merkmale: der Retractor, der einzige Obliquus, die scharfe Spaltung des Levators interni, vollständig. Zwar unterscheidet Allis (l. c. S. 209, 210) nicht weniger als drei Obliqui (=Obliqui superiores, Vetter), aber ich kann nur den dritten als einen solchen anerkennen. Der erste ist »simply a band of degenerate tissue«; der zweite ist der Lateralteil des Obliquo transversus, wie auch die von Allis sorgfältig verfolgte Innervation beweist (l. c. S. 210). Den Scombridae, nicht jedoch *Xiphias*, ist eigentümlich, daß die Levatores in ihrer sich verjüngenden unteren Hälfte von silberglänzenden Sehnenscheiden umgeben sind.

Bei *Caranx* kommen die oben beschriebenen primitiven Merkmale nicht vor; die dorsale Kiemenbogenmuskulatur ist wie bei den typischen Acanthopterygiern.

### e) Ventrale Kiemenbogenmuskeln.

*Scomber* (l. c. S. 213—217) hat den allgemeinen Typus; auch *Caranx* weicht davon nicht ab, zeigt jedoch ein einigermaßen abgeändertes Bild, indem sich die Ventralteile der linken und rechten Kiemenbogenhälften einander in der Mittellinie genähert haben, es bleibt also nur wenig Raum für die Entfaltung der Muskulatur übrig. Dementsprechend sind die Querfasern des Transv. IV, sowie die vorderen des Transv. V sehr kurz; ersterer hat eine außergewöhnlich schmale, letzterer eine spitz-dreieckige Gestalt. Der Interarcualis III/IV inseriert in sehr großer Ausdehnung an dem sehr dicht an sein Gegenstück herantretenden Keratobranch. IV.

## III. Gobiiformes.

Die Kopfmuskulatur von *Gobius capito*.

### a) Adductor mandibulae.

Die Kiefermuskulatur von *Gobius capito* bietet manches Merkwürdige, und es lohnt sich, dieselbe mit einer größeren Ausführlichkeit zu beschreiben. Allerdings sind mir die Verhältnisse nicht ganz klar geworden, wohl wegen Mangels verwandter Formen, welche sich zur Vergleichung heranziehen ließen. Ich bitte also, meine Deutung der verschiedenen Teile nur als eine vorläufige zu betrachten.

Der Adductor mandibulae (Fig. 16 und 17) ist aus vier Teilen zusammengesetzt, drei derselben (Fig. 16, $A_1$mx.; $A_1$md., $A_2$) treten an die Oberfläche hervor; der vierte (Fig. 17 $A_1$) wird völlig von den andern verdeckt.

Zweifellos der Abteilung $A_1$ zuzurechnen ist eine unter dem Auge liegende dreieckig-pyramidale Muskelmasse ($A_1$mx.), welche an der Außenfläche des Max. inseriert. Sie entspringt auf einem querverlaufenden Kamm des Hyomand., die Insertionslinie der am weitesten caudad sich erstreckenden Fasern fällt mit derjenigen der rostralen des Lev. arc. palat. zusammen. Der Muskel gleicht also in dieser Beziehung der Abteilung $A_1\alpha$ der Gadidae (Dietz, 1912, S. 37, Fig. 8). Ich trage jedoch Bedenken, ihn derselben ohne weiteres gleichzustellen, weil die sonstigen Verhältnisse der Add. mand. sich nicht entsprechen. An seiner Basis hängt er mit den andern Teilen zusammen, ventrad mittels einer Sehne mit $A_2$.

Die zweite und zugleich größte Abteilung (Fig. 16, $A_1$md.) deute ich vorläufig als Mandibularteil einer gespaltenen $A_1$. Sie entspringt am Pterot.,

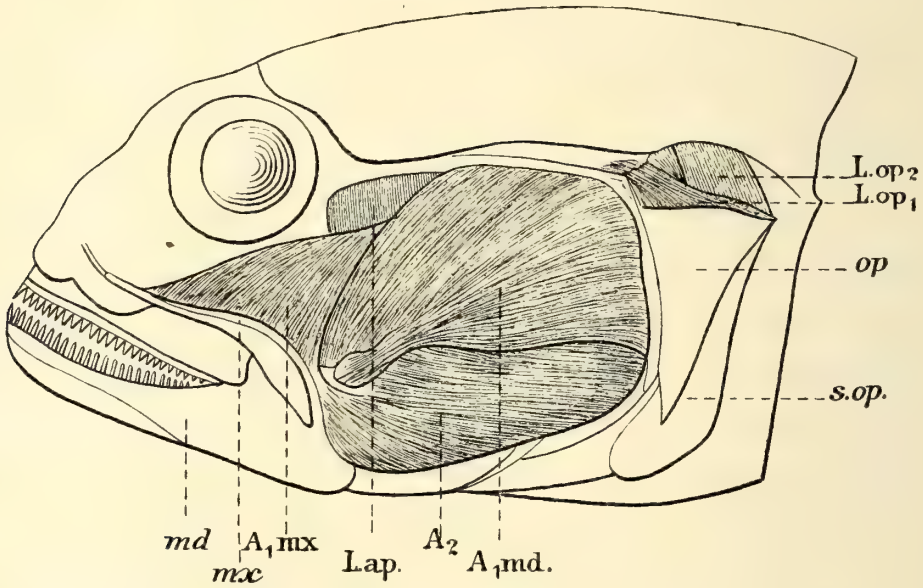



Fig. 16. *Gobius capito.* Oberflächliche Kopfmuskulatur.

am Dorsalteil des Präoperc., die tieferen Teile auch am Hyomand. Seiner dorsalen und rostralen Ausdehnung gemäß bedeckt er den Lev. arc. palat. und den Dilat. operc. fast völlig, sowie auch den Caudalrand von $A_1$mx. An der Insertion ist eine Zweiteilung leise angedeutet, das ventrale Muskelbündel tritt mit der Sehne von $A_3$ zusammen, das dorsale inseriert am Hinterrande der Mandibula in der Nähe eines zum Max. sich hinziehenden bindegewebigen Strangs; einzelne Fasern sogar auf denselben. Die Verhältnisse erinnern sehr stark an *Corvina* (vgl. Fig. 8) und sind vielleicht in der gleichen Weise zu deuten. $A_2$, in seiner ganzen Ausdehnung an der Oberfläche sichtbar, bietet wenig Bemerkenswertes. $A_3$ (Fig. 17) liegt, soweit er seine ursprüngliche Lage beibehalten hat, unter $A_2$; der Muskel hat sich jedoch in Gestalt einer dünnen Lamelle weit dorsad und caudad ausgebreitet längs der Unterseite des schon angedeuteten Hyomandi-

bularkammes und dessen Fortsetzung auf den Opercularfortsatz; der dadurch neu entstandene Abschnitt liegt dorsal von $A_2$ und wird von $A_1$md. bedeckt.

### b) Dorsale Trigeminus- und Facialismuskulatur.

Der in rostro-caudaler Richtung sehr ausgedehnte Levator arcus palatini wird, wie schon bemerkt wurde, großenteils von $A_1$md. bedeckt; das gleiche gilt vom Dilatator operculi. Der Adductor arcus palatini verschließt die Fissura infraorbitalis vollständig. Adductor hyomand. und operculi liegen dicht aneinander; letzterer erstreckt sich caudad bis auf das Posttemporale, seine Insertion auf den Oberrand des Operc. Seine caudalen Teile verhalten sich durchaus wie ein zweiter Levator operculi (Fig. 17, L.$op_2$). Unmöglich ist es nicht, daß er auch bei den andern Acanthopterygiern eigentlich wie ein zweiter Adductor operculi aufzufassen ist, welcher sich infolge der Verdrängung seiner mittleren Teile durch den Levat. operc. von demselben gesondert hat. Wenigstens war mir schon aufgefallen, daß niemals der sogenannte zweite Levator operculi eine unmittelbare Fortsetzung des ersten bildete. Bei *Gobius* kommt außerdem noch ein echter Levat. operc. vor (Fig. 17, L.$op_1$).

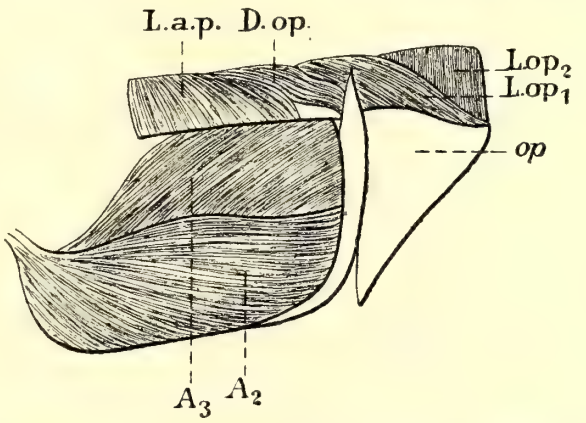



Fig. 17. *Gobius capito.* Tiefere Schichten des Add. mand. ($A_1$ mx, $A_1$ md abgehoben) und Umgebung.

### c) Ventrale Trigeminus- und Facialismuskulatur.

Der Intermandibularis ist klein und liegt weit vorn in der Unterkiefersymphyse. Ventral wie dorsal wird er von den paarigen Insertionen des Protract. hyoidei umfaßt. Der Hyo-hyoideus inf. bildet eine quere Muskellamelle mit medianer Raphe; die zu den Hypo-hyoidea der eigenen und der andern Körperseite gehenden Bündel fehlen nicht ganz, sind jedoch, namentlich die letzteren, sehr wenig ausgebildet.

### d) Die Muskulatur der Kiemenbögen.

Die Muskeln an den dorsalen Enden der Kiemenbögen zeigen den feststehenden Typus der Acanthopterygier. Levator arc. III und IV sind beide vorhanden; ebenso ein Lev. arc. V, der ebensowohl als Cephaloscapularis anzusprechen wäre. Der Obliquo-transversus ist kaum über dem Niveau des Transv. dors. erhoben. Letzterer inseriert nur am vierten

Epibranch., mit Ausschluß des dritten. Die sehr geringfügige Zweiteilung des Obliquus in der Nähe seines Ursprungs hat nichts mit einer wirklichen Zweiteiligkeit zu tun, sondern steht in Beziehung zu der sehr geringen Ausbildung des dorsalen Fortsatzes des Epibranch. IV; der Muskel entspringt daher am Dorsalfortsatz des dritten und am Körper des vierten Epibranch.

Wie bei den Labridae sind die lateralen Kiemenbogenmuskeln, die Adductores arcuum branchialium an den drei vorderen Kiemenbögen, stark ausgebildet und liegen den etwas nach vorn gekehrten Oberseiten der Epibranchia auf, indem sie sich bis in die unmittelbare Nähe des Pharyngeobranchialgelenkes erstrecken. Der zweite kommt in unmittelbare Berührung mit dem Lateralteil des Obliquo-transversus, bleibt jedoch von demselben scharf getrennt und unterscheidet sich leicht durch das Übergreifen seiner Insertion auf das Keratobranchiale.

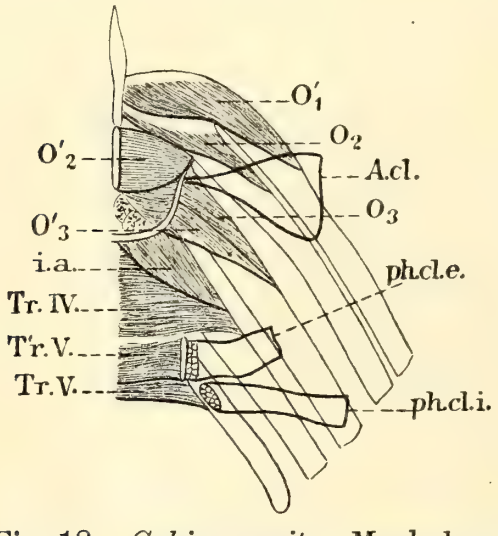



Fig. 18. *Gobius capito*, Muskeln an den ventraten Enden der Kiemenbögen. Der Araco-scapularis, Pharyngo clavicularis internus abgeschnitten und nur im Umriß dargestellt.

Die ventrale Kiemenbogenmuskulatur (Fig. 18) hat mehrere Eigentümlichkeiten aufzuweisen. Der Komplex der Kiemenbögen erscheint ein wenig verkürzt; die ziemlich langen Hypobranchia sind quer gestellt. Dementsprechend ist der Pharyngo-hyoideus kurz; und die drei Obliqui Fig. 18, $o_1$, $o_2$, $o_3$), welche besser als sonst ausgebildet sind, inserieren sich an den Hinterrändern der Hypobranchia in deren ganzer Länge; demzufolge verlaufen die hinteren oder inneren Fasern fast quer. Am zweiten Bogen hat dies zur Abspaltung einer vollständig quer verlaufenden Muskelportion geführt (Fig. 18, $o'_2$), welche an den Seitenflächen des Basibranch. inseriert. Der dritte Obliquus ist wie oft in zwei Teile gespalten. Das halbkreisförmige oder besser gesagt halbelliptische Band, das sich sonst zwischen den beiderseitigen Ventralfortsätzen des dritten Hypobranch. erstreckt, verbindet bei *Gobius* die medialen Enden der querstehenden Körper selbst. An diesem bindegewebigen Strang inseriert wie gewöhnlich ein Teil des dritten Obliquus, der hier jedoch ganz ventral vom Hauptteil liegt (Fig. 18, $o_3$, $o'_3$) und wie dieser die Gestalt einer dreieckigen Platte hat. Ebenfalls an diesem Bindegewebsstrang inseriert der besonders kurze Interarcualis III/IV. Ein jedes der beiden Ossa pharyng. infr. hat

auf seiner Ventralseite einen parallel der Körperachse verlaufenden schmalen Kamm (k); der zwischen diesen beiden Kämmen liegende Teil des Transv. V (Fig. 18, Tr. V) ist dicker als der vor und hinter demselben gelegene und bildet gewissermaßen eine Abteilung für sich. Die beiden Pharyngo-claviculares kreuzen sich an ihren Insertionen nicht oder kaum, sie sind der Medianlinie nicht genähert; der Externus inseriert zur Seite des ebengenannten Kamms, der Internus etwas mehr caudad.

Eine merkwürdige Erscheinung ist das Auftreten eines ganz neuen Muskels, welchen ich als Arcuo-clavicularis bezeichne (Fig. 18, A.cl.). Es ist dies ein platter, vom Horizontalast der Clavicula aufsteigender Muskel, der sich dorsalwärts verjüngt und mit zarter Sehne in der Mitte des quergestellten Vorderrandes des dritten Hypobranch. inseriert. Vermutlich wird die Innervation von demselben Nervenast besorgt, der sich auch zum Pharyngo-hoyideus begibt.

Diesem Muskel werden wir nur noch selten in der Reihe der Acanthopterygier begegnen; bei manchen Formen jedoch findet sich in ungefähr der gleichen Lage ein sehniges Band, das sich ebenfalls am dritten Hypobranchiale festsetzt und wahrscheinlich zum Arcuo-scapularis in Beziehung zu setzen ist.

## IV. Scleroparei.

In mehrfacher Hinsicht fand sich eine sehr große Ähnlichkeit zwischen der Muskulatur von *Liparis* und *Cyclopterus* und derjenigen der *Anacanthini* (Dietz, 1912, Fig. 23 und S. 121—122), und man wird in dieser Abhandlung jene Übereinstimmung öfters nachdrücklich hervorgehoben finden. Über die Möglichkeit verwandtschaftlicher Beziehungen der Anacanthini zu den Scleroparei beabsichtige ich eine eigene Untersuchung zu veröffentlichen.

Nachstehende Gattungen und Arten waren mir zugänglich:

Fam. 1. Scorpaenidae.
*Sebastes imperialis.*
*Scorpaena scrofa.*
Fam. 5. Cottidae.
*Cottus scorpius* (Dietz, 1912, S. 69).
Fam. 6. Cyclopteridae.
*Cyclopterus lumpus* (l. c. S. 81).
*Liparis vulgaris* (l. c. S. 74).
Fam. 10. Triglidae.
*Trigla hirundo.*
*Peristedion cataphractum.*

a) Adductor mandibulae.

Fast unabgeändert in seinen typischen Verhältnissen erscheint der Muskelabschnitt $A_1$ bei *Sebastes* (Fig. 19, 28). Er stellt eine flache, länglich-viereckige Lamelle dar, die ziemlich fest mit den tieferen Teilen des Adductors zusammenhängt. (Namentlich ist die ventrale Abgrenzung von $A_2$ in manchen Fällen schwer festzustellen; in den Abbildungen ist dieselbe der Deutlichkeit wegen schärfer ausgeprägt als es in Wirklichkeit der Fall ist.) $A_1$ entspringt am verticalen Aste des Präoperculums, seine Fasern verlaufen parallel zueinander und zur Körperachse nach vorn; sie inserieren an einem sich zwischen Maxillare und Mandibula erstreckenden Bindegewebsstrang. Dessen oberer Teil ist frei und hat ganz das Aussehen einer schmalen Sehne, welche eine direkte Fortsetzung der oberen Fasern von $A_1$ bildet. An den übrigen Teilen des Stranges inseriert der Rest der Muskelplatte (wie auch die Sehne von $A_2$ und $A_3$); dieselbe erscheint jedoch vielmehr als ein verdickter Hinterrand der zwischen Maxillare und Unterkiefer ausgespannten sehnigen Häute. Es macht sich jetzt unter den Scleroparei eine Tendenz bemerkbar, das Präoperculum zu verlassen und den Ursprung auf die infraorbitale Knochenreihe zu verlegen, entsprechend der exzessiven Entwicklung derselben. Bei *Sebastes* liegt der bekannte Fortsatz des zweiten Infraorbitalknochens der Außenfläche des Muskels fest auf, ohne jedoch von demselben als Ursprungsstelle benutzt zu werden. Auch bei *Scorpaena* besteht die gleiche Unabhängigkeit; die bei *Sebastes* noch vollständig muskulöse Lamelle ist jedoch in ihrer dorso-caudalen Ecke häutig geworden (Fig. 20, $A'_1$). Das so eingeleitete Streben, die caudalen Teile von $A_1$ zu reduzieren und somit das Präoperc. zu verlassen, hat

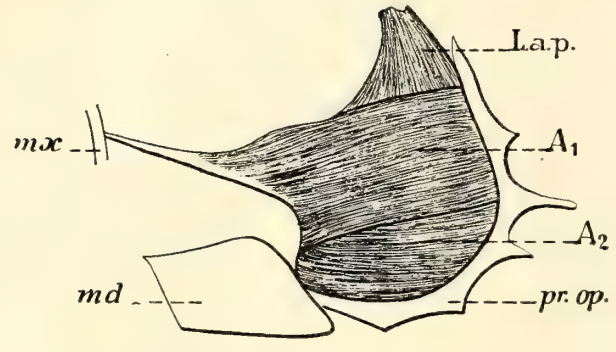



Fig. 19. *Sebastes imperialis.* Adductor mandibulae und Levator arcus palatini.

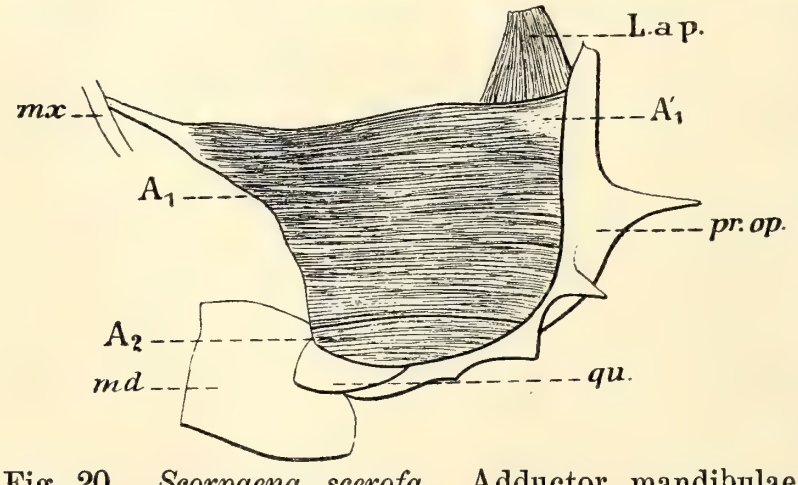



Fig. 20. *Scorpaena scerofa.* Adductor mandibulae und Levator arcus palatini.

bei *Cottus* (Fig. 21, $A'_1$) dahin geführt, daß der größere, dorsale Teil (etwa $^5/_6$ des ganzen Muskels) nur noch mittelst einer häutigen Fascie mit dem Präoperc. zusammenhängt; nur noch eine schmale ventrale Faserzone entspringt direkt an einem Fortsatz des Präoperculärknochens. Der Ursprung des Muskels ist zum größten Teil auf die Innenfläche der Infraorbitalia verlegt.

Die Verhältnisse bei den Triglidae sind als extreme Fälle einer in gleicher Richtung, jedoch viel weiter vorgeschrittenen Tendenz zu betrachten. Bei *Trigla* (Fig. 22) steht der Muskel gar nicht mehr in Beziehung zum Präoperculum; der Ursprung ist vollständig auf die Innenseite des infraorbitalen Wangenpanzers übertragen. Nicht nur der caudale, sondern auch der ventrale, zur Mandibel gehende Teil von $A_1$ ist verschwunden, oder letzterer höchstens in Spuren nachweisbar, nur noch der obere, bei *Cottus* u. a. sich der freien Sehne anschließende, Teil ist erhalten, freilich sehr verstärkt in Gestalt eines dicken, spindelförmigen Muskelbauches, der sich mit langer Sehne an das Max., und nur an dieses, inseriert. Die Bildung bei *Peristedion* ist derjenigen von *Trigla* sehr ähnlich. $A_1$ ist kurz und platt und sein Ursprung weit rostrad verschoben, fast präorbital geworden.

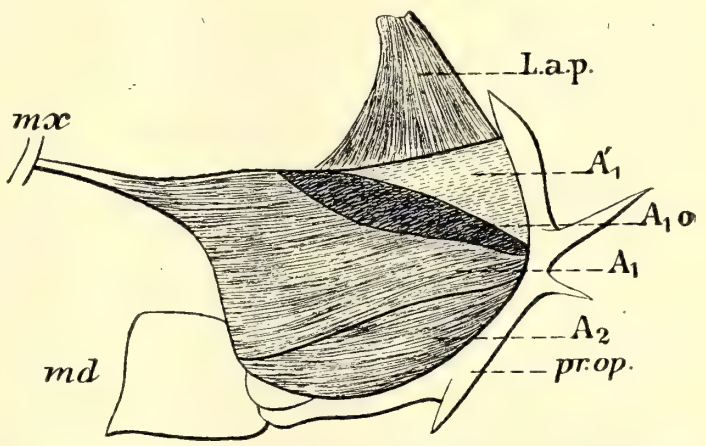



Fig. 21. *Coltus scorpius.* Adductor mandibulae und Levator arcus palatini.

Hat die exzessive Entwicklung der infraorbitalen Panzerplatte beiden Triglidae schließlich zu einer beträchtlichen Reduktion von $A_1$ geführt, so läßt sich bei den Cyclopteridae eine Differenzierung in ganz andrer Richtung verfolgen. Es ist dies der Prozeß der Spaltung von $A_1$ in zwei Teile, welche ich $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ genannt habe (1912, S. 74, 81, 120). Bei den beiden untersuchten Gattungen ist die Spaltung unvollständig, bei *Gadus* und *Molva* jedoch (l. c. S. 35, 50) findet man sie weiter durchgeführt: die beiden Teile $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ sind völlig unabhängig voneinan-

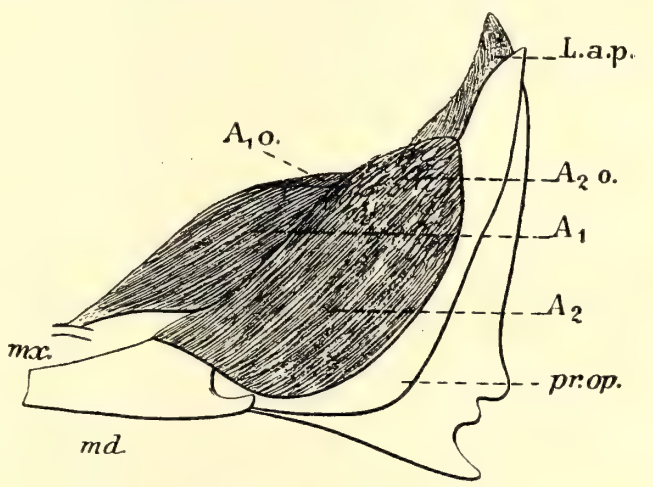



Fig. 22. *Trigla hirundo.* Adductor mandibulae und Levator arcus palatini.

der und werden sogar von der hochemporgewachsenen Adductorabteilung $A_3$ getrennt (l. c. Fig. 8, S. 37). Ich will hier nicht näher auf diese sehr interessante Tatsache eingehen, weil ich beabsichtige, diese Frage in einer in hoffentlich nicht zu langer Zeit erscheinenden eigenen Abhandlung über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Anacanthini weiter auszuführen. Ich betrachte diese und andre Formverhältnisse der Anacanthini als die direkte Fortsetzung der bei den Cyclopteridae vorherrschenden, will mich aber jetzt auf die Beschreibung der Tatsachen beschränken.

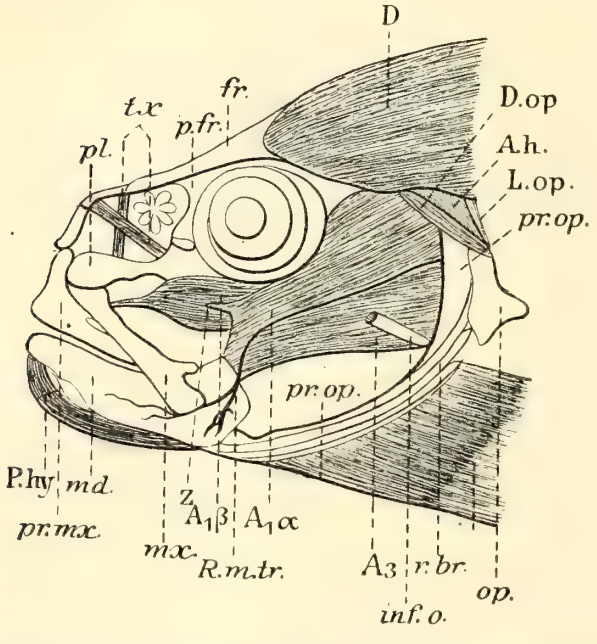



Fig. 23. *Liparis vulgaris.* Oberflächliche Kopfmuskulatur.

Der Spaltungsprozeß hat stattgefunden in der Weise, daß zu unterscheiden sind: 1. Eine oberflächliche Lamelle (Fig. 23, 24 $A_1\alpha$), welche die ursprünglichen Verhältnisse des ungespaltenen Muskels ziemlich unverändert beibehält und sich somit zu Mand. und Max. in Verbindung setzt. 2. Eine ausschließlich maxillärer, tiefer liegender Abschnitt ($A_1\beta$), welcher am Vorderrande des Hyomand. entspringt, wo dieses an das Metapteryg. anstößt. Bezüglich des Grades der Abspaltung verhalten sich die beiden Gattungen verschieden. Bei *Cyclopterus* hängen die hinteren und mittleren Partien in größter Ausdehnung zusammen, während in der Insertion die Spaltung schon vollkommen durchgeführt ist (Fig. 25), $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ also mit gesonderter Sehne jeder für sich am Max. inserieren. Bei *Liparis* (Fig. 23 u. 24) sind die beiden Abteilungen nahe ihrem Ursprung gänzlich unabhängig voneinander, was wohl eine Folge davon sein mag, daß $A_1$ sich längs dem Caudalrande des Hyomand. empor geschoben hat bis in die unmittelbare Nähe des Cranialgelenks. Der überhaupt weit geringere Zusammenhang findet statt im Insertionsgebiet, indem $A_1\alpha$ sich nie mit eigener freier Sehne am Max. befestigt. Die Stelle der Vereinigung mit dem Muskelbauch oder mit der Sehne von $A_1\beta$ kann freilich so weit nach

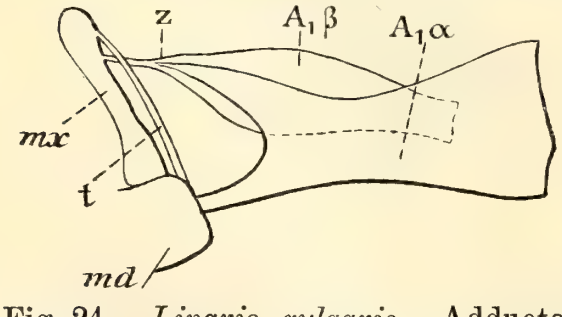



Fig. 24. *Liparis vulgaris.* Adductor mandibulae eines zweiten Exemplares. Im Umriß.

vorn liegen, daß nur ganz wenig fehlte und $A_1\alpha$ inserierte selbständig am Max., soweit jedoch meine bisherigen Beobachtungen reichen, findet dieses niemals statt (Fig. 24 *z*).

Den ersten Anstoß zu den beschriebenen Spaltungsprozeß hat wohl eine auf eine primäre Ausdehnung folgende sekundäre Reduktion der Infraorbitalknochen gegeben. Namentlich bei *Liparis* wird diese Vermutung durch die Gestalt der Infraorbitalia und durch die Art, wie die übrigen Teile des Add. mand. von denselben entspringen, wahrscheinlich gemacht. Man sehe das Weitere darüber nach in meiner Hauptarbeit (1912, S. 119ff.).

$A_2$ und $A_3$ sind bei *Sebastes*, *Scorpaena* und *Cottus* nur künstlich zu trennen. Bei *Sebastes* — schon in der ganzen äußeren Erscheinung die primitivste der drei Gattungen — sind die Verhältnisse so ziemlich die ursprünglichen; bei *Scorpaena* hat der mit $A_3$ übereinstimmende Abschnitt des einheitlichen Muskels seinen Ursprung dorsad ausgedehnt über den Vorderrand des Hyomand., bei *Cottus* hat eine gleichartige Vergrößerung des Ursprungsgebiets stattgefunden, welche aber über den Vorderrand des Hyomand. bis zum Cranialgelenk und über dasselbe hinaus eine ganz kleine Strecke auf das Sphenot. sich fortsetzt. Indem gleichzeitig der Lev. arc. palat. sich bei *Cottus* weit, bei *Scorpaena* nur eine kleine Strecke längs dem Vorderrande des Präoperc. ventrad erstreckt, wird bei der ersteren Gattung $A_3$ in großer, bei der letzteren in geringerer Ausdehnung von diesem Muskel lateral überdeckt.

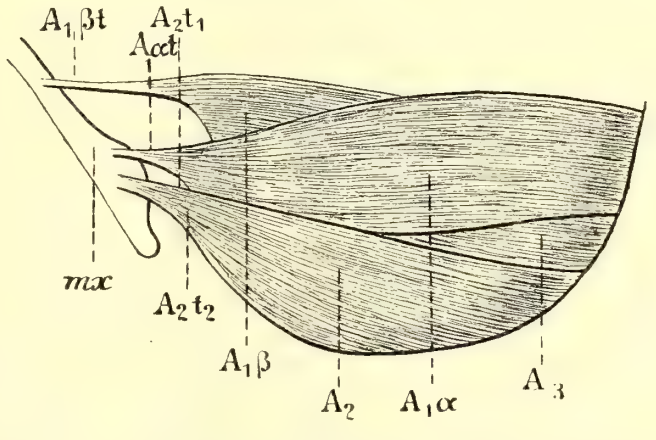


Fig. 25. *Cyclopterus lumpus*. Adductor mandibulae.

Bei den Cyclopteridae sind $A_2$ und $A_3$ ohne Schwierigkeit zu unterscheiden. Ein Teil der Fasern von $A_2$ entspringt allseitig von der Spitze des caudalen Infraorbitalfortsatzes (Fig. 23, *inf.o.*, $A_2$ selber ist abgehoben worden), die die Muskelsubstanz durchbohrt. Er inseriert bei *Liparis* in der gewöhnlichen Weise an der Mandibula, bei *Cyclopterus* jedoch geht ein Teil seiner Fasern zum Maxillare (eine sonst nirgends vorkommende Eigentümlichkeit); es inserieren somit bei *Cyclopterus* drei verschiedene Teile des Add. mand. mit ebensovielen Sehnen am Maxillare (Fig. 25, $A_1\alpha t$; $A_1\beta t$; $A_2t_1$). Von $A_3$ ist nur anzugeben, daß er sich weiter als sonst caudad erstreckt und dementsprechend auch noch am Proc. präoperc. Hyo-

mand. und am Präoperc. entspringt. Er wird auf eine kleine Strecke zwischen $A_1\alpha$ und $A_2$ an der Oberfläche sichtbar (Fig. 23, 25).

Das Verhalten des Add. mand. wird bei den Triglidae (Fig. 22) ganz durch die enorme Ausbildung der die beiden Seiten des Kopfes bedeckenden Panzerplatte beherrscht. Wie $A_1$ hat auch $A_2$ seinen Ursprung auf die Innenfläche derselben übertragen; Faserverlauf und Gestalt des Muskels haben sich dementsprechend verändert. Der dorso-caudale Teil des Muskels ist öfters mit dem Lev. arc. palat. verwachsen. $A_3$ ist hochgradig reduziert; es wird kein eigentlicher Muskelbauch mehr gebildet; nur einige lose zusammenhängende Fasern ohne bestimmten Ursprung und Insertion bilden den letzten, öfters auch fehlenden Rest.

### b) Dorsale Trigeminus- und Facialismuskulatur.

Dieselbe bietet nur wenige Besonderheiten dar. Der Lev. arc. palat. wird für einen größeren oder geringeren Teil, bei *Liparis* (Fig. 23 u. 24) sogar vollständig von $A_1$ überdeckt. Niemals schiebt derselbe sich zwischen $A_2$ und $A_3$ ein; bei *Scorpaena* erstreckt sich seine Insertion ventrad bis auf den vertikalen Ast des Präoperc., bei *Cottus*, wo er sehr stark entwickelt und größer ist, als die Adductorabteilungen, sogar bis auf den horizontalen Ast desselben. Selbstverständlich hat er sich lateral von $A_3$ ventrad vorgeschoben. Bei den Triglidae reicht der Lev. arc. palat. weit auf das Hyomand. hinab; er inseriert nur am Vorderrande des Knochenstückes und eines dorso-ventrad auf demselben verlaufenden Kammes. Seine vorderen Fasern sind dementsprechend viele Male länger als die hinteren (Fig. 22, L.a.p.). Der Dilatator operculi wird bei *Liparis* vom Lev. arc. palat., dem er sich bei den andern Gattungen anschließt, getrennt durch die letzten Fasern des sich dorsad emporschiebenden $A_1\alpha$ (Fig. 23). Der Adductor arcus palatini schließt die Infraorbitalspalte. Bei *Cyclopterus* und *Liparis* fehlt jedoch der hintere, emporsteigende Teil desselben; der Ursprung läßt somit das Prooticum, die Insertion das Hyomandibulare frei; und die übrig gebliebene wagerechte Muskelplatte endet hinten scharf mit bogig verlaufendem sehnigem Rande rostral von den Ossa pharyng. sup. Bei *Cyclopterus* haben sich noch einzelne Fasern erhalten, welche sich jedoch nicht vollständig vom Proot. bis zum Hyomand. erstrecken.

Adductor hyomandibularis und operculi sind immer gesondert vorhanden, liegen einander jedoch dicht an. Merkwürdig ist die Lage des Adduct. hyomand. bei *Liparis*. Er entspringt am äußersten Randteil des Pterot. und begibt sich in fast senkrechtem Verlauf und sagittaler Stellung zu dem sehr langen caudalen Opercularfortsatz des Hyomand., wo er längs dem oberen Rande in dessen ganzer Länge inseriert, also seine

sonstige Insertionsstelle, die Innenfläche des Hyomand., vollständig freilassend. Hierbei wird er an die Oberfläche zwischen dem Dilat. operc. und dem ersten Levator operc. sichtbar (Fig. 23, A.h.).

*Cyclopterus* zeigt den Anfang dieser eigentümlichen Bildung, die sich bei den Gadidae (Dietz, 1912, S. 35, Fig. 7, Ad. hy.) in noch stärkerem Maße wiederfindet. Es sind zwei Levatores operculi vorhanden; aber der zweite ist meistens wenig oder kaum ausgebildet.

### c) Ventrale Trigeminus- und Facialismuskulatur.

Ein Intermandibularis fehlt keiner der untersuchten Arten. Bei den Cyclopteridae ist er klein, weit nach vorn gerückt und von spindelförmiger Gestalt, bei den andern von der gewöhnlichen Bildungsart, verhältnismäßig am stärksten ausgebildet bei *Cottus* und *Trigla*.

Der Protractor hyoidei ist von dem bei den Acanthopterygiern vorherrschenden, dreiteiligen Typus. Bei allen, mit Ausnahme von *Cyclopterus* und *Liparis*, fand sich die bekannte Horizontalspaltung der Kieferinsertion, ventral gepaart, dorsal eine einzige starke Muskelmasse bildend, in der jedoch Spuren einer ursprünglichen Doppelbildung nicht zu verkennen sind. Die Ventralinsertion unterliegt bei den Triglidae (Fig. 26, I. m. p.) offenbar einer Rückbildung, analog der von Holmquist (1911, S. 61, Fig. XIV) bei *Zoarces* beschriebenen; am weitesten ist sie vorgeschritten bei *Peristedion*, wo nur noch zwei schmale und sehr dünne Muskelstreifen die Ventralinsertion darstellen, welche gänzlich zurücktreten gegenüber der zu besonders mächtiger Ausbildung gelangenden dorsalen Insertion. In scharfem Gegensatz dazu ist bei *Cyclopterus* und *Liparis* (wie bei den Gadidae Holmquist, 1911 und Dietz, 1911) die primäre Dorsalinsertion gänzlich geschwunden; die Verbindung mit dem Unterkiefer wird nur mittels des ursprünglich zum Intermandibularis gehörigen Abschnittes (G.$Hy_3$ Vetter, Im.II Holmquist) dargestellt. Der Muskel ist ungewöhnlich dünn, und hängt in der Medianlinie, namentlich bei *Cyclopterus*, über eine größere Strecke als sonst mit seinem Gegenstück zusammen; der rostrale Abschnitt liegt eher an der frontalen als an der ventralen Seite des Unterkiefers, entsprechend der eigentümlichen breiten Gestalt desselben.

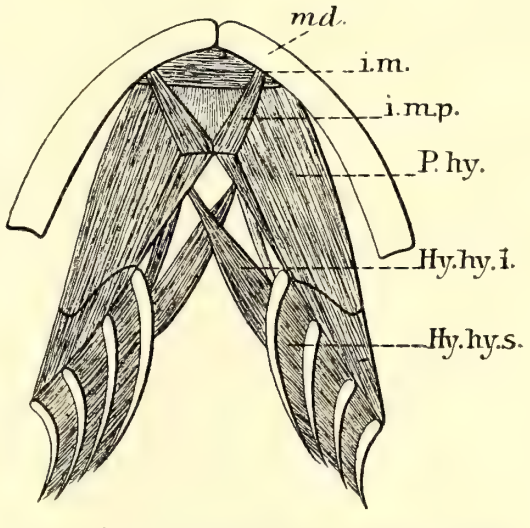



Fig. 26. *Peristedion cataphractum.* Hyoidmuskulatur. Ventralansicht.

Ein in allen Teilen vollständiger Hyo-hyoideus inferior kommt nur *Trigla*, *Peristedion* und *Sebastes* zu (Fig. 26, 27, 28). Bei den beiden letzten Gattungen lassen sich jedoch schon die anfänglichen Spuren einer Umbildung nachweisen, indem bei *Peristedion* (Fig. 26, es konnte jedoch solches nicht in der Abbildung zur Darstellung gebracht werden) die beiden medianen Muskelbündel, dort wo sie sich überkreuzen, miteinander verwachsen sind; bei *Sebastes* (Fig. 28) treten sie schon fester zusammen, indem sie sich mit ihren Fasern durchflechten und die aus dem gemeinschaftlichen Teile hervortretenden Sehnen nur schwach sind. Die Fasern der inneren Ränder der beiderseitigen Muskeln begegnen sich also schon in der Medianlinie. Bei *Cottus* (Fig. 29) hat der Hyo-hyoideus die Verbindung mit den Hypohyalia aufgegeben; nur Spuren derselben

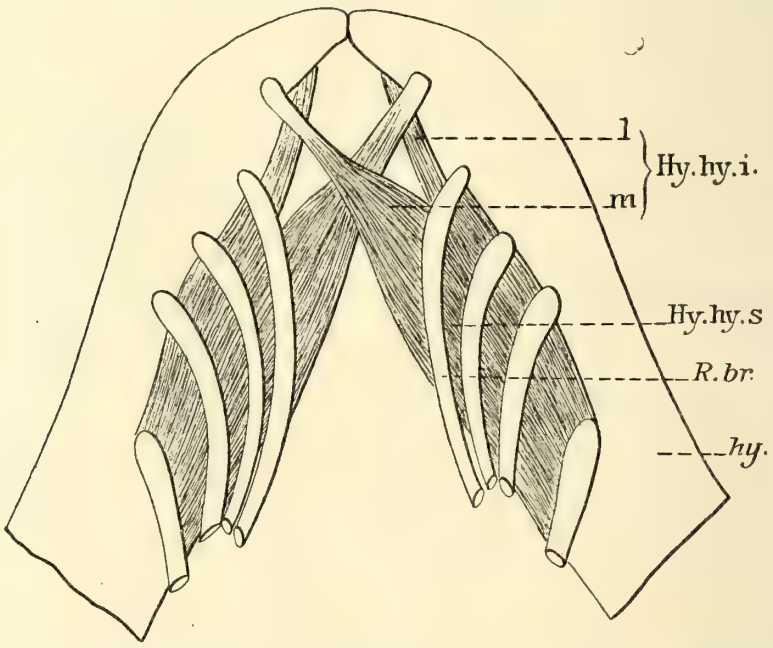



Fig. 27. *Triglo hirundo.* Hyo-hyoideus in der Ventralansicht.

lassen sich bisweilen noch bei größeren Exemplaren nachweisen, und die beiden Muskeln vereinigen sich zu einer einzigen Querlamelle, zunächst allerdings noch mit medio-rostralem Verlauf der Faserzüge. *Scorpaena* scheint etwa die Mitte zu halten zwischen *Sebastes* und *Cottus*; meine Aufzeichnungen sind mir jedoch in diesem Punkte nicht ganz klar, und die Gelegenheit zu einer Nachuntersuchung fehlt mir.

Bei *Liparis* und *Cyclopterus* endlich verläuft der Hyo-hyoideus inferior völlig quer, indem nur noch eine mediane Raphe den ursprünglichen Doppelcharakter verrät. Er besteht (Fig. 30 u. 31) aus zwei hintereinander liegenden Muskellamellen; die vordere erstreckt sich zwischen den beiderseitigen ersten bis dritten Branchiostegalradien und den naheliegenden Teilen des Hyoids (was wohl als eine sekundäre Erscheinung zu deuten ist), die hintere zwischen den beiden ersten Radien.

d) Muskeln an den dorsalen Enden der Kiemenbögen.

Die Konstanz der dorsalen Kiemenbogenmuskulatur der Acanthopterygier bewährt sich auch bei den Scleroparei. Von wichtigeren einzelnen Abweichungen sind etwa folgende zu erwähnen:

1. Ein Lev. ext. arc. III fehlt bei *Cottus*, *Liparis* und *Cyclopterus*; bei den Triglidae und Scorpaenidae findet er sich, ohne eine merkbare Tendenz zur Reduktion aufzuweisen.

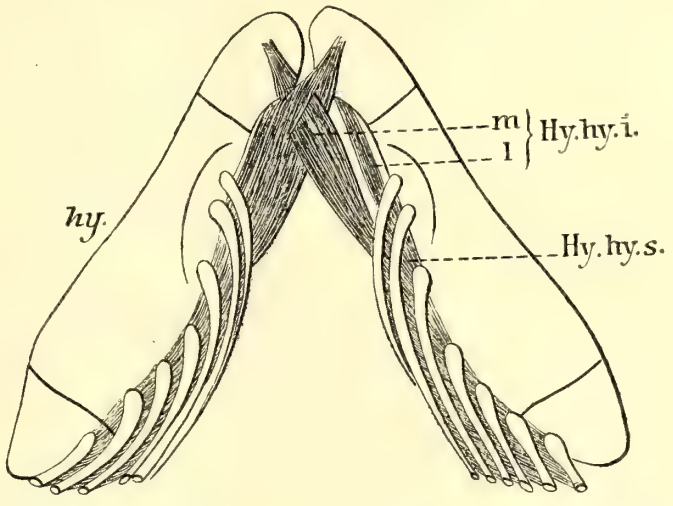



Fig. 28. *Sebastes imperialis.* Hyo-hyoideus in der Ventralansicht.

2. Bei *Sebastes*, *Scorpaena* und *Cottus* sind die lateralen Teile des Obliquotransversus sehr wenig ausgebildet; sie reichen, sich zwischen den beiden Levatores interni hindurchschiebend, kaum bis auf das Epibr. II und sind von der Insertion des Lev. ext. arc. II weit entfernt.

3. Vielleicht ist zu dieser Tatsache in Beziehung zu setzen, daß bei *Liparis* das umgekehrte Verhältnis zwischen der Ursprungsstelle des Obliquo-transv. und der Insertionsstelle des Lev. II an das Epibr. II besteht, indem die erstere hinter (also morphologisch an der Innenseite) der letzteren liegt. Bei *Cyclopterus* ist alles wie im typischen Fall. Die Umwechslung der typischen Lageverhältnisse ließe sich vielleicht auffassen als ein nach einstmaliger Zurückziehung des Lateralteils des Olbiq. transv. erfolgendes sekundäres Hinaufrücken desselben, wobei er an die entgegengesetzte Seite des Lev. arc. II hingeraten wäre.

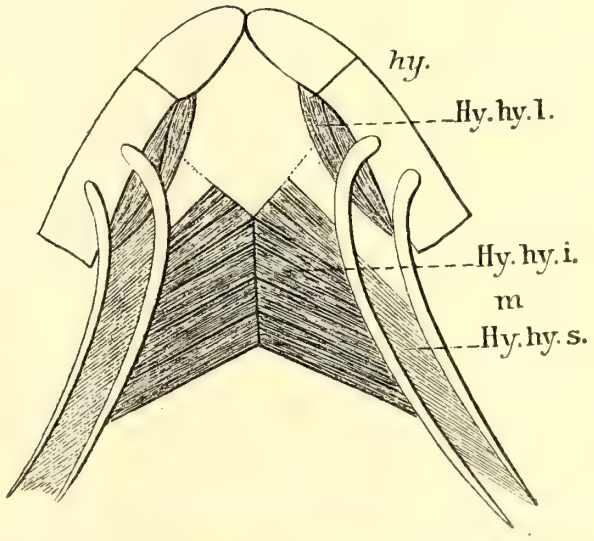



Fig. 29. *Cottus scorpius.* Hyo-hyoideus in der Ventralansicht.

e) Muskeln an den ventralen Enden der Kiemenbögen.

Wie die dorsale ist auch die ventrale Kiemenbogenmuskulatur von der für die Acanthopterygier charakteristischen Bildungsart. Gemeinsam ist allen hierher gehörigen Gattungen, daß die Insertionen der

beiden Pharyngo-claviculares sehr weit nach vorne reichen. Statt an den Seitenrändern des Transver. arc. V liegen sie vor demselben und trennen die sich sonst mit ihrem caudalen bzw. rostralen Rande berührenden Transversi arc. IV und V mehr oder weniger vollständig voneinander (Fig. 31, Ph.cl.e. und i.). Infolge der Konvergenz der Ossa pharyng. infer.

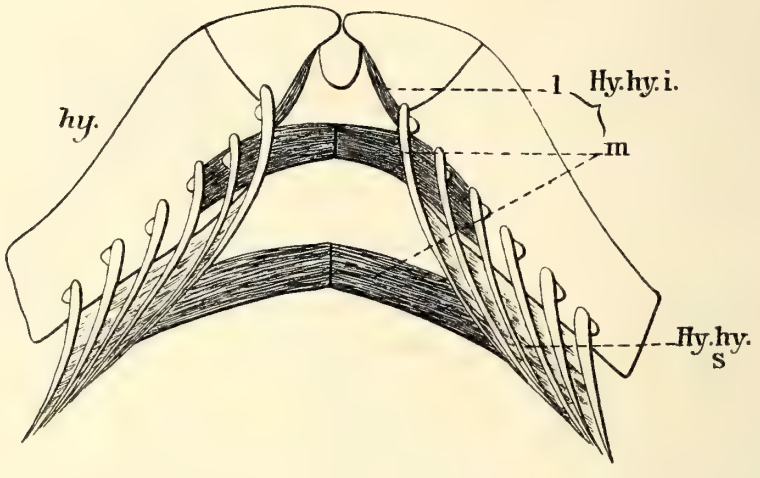



Fig. 30. *Liparis vulgaris.* Hyo-hyoideus in der Ventralansicht.

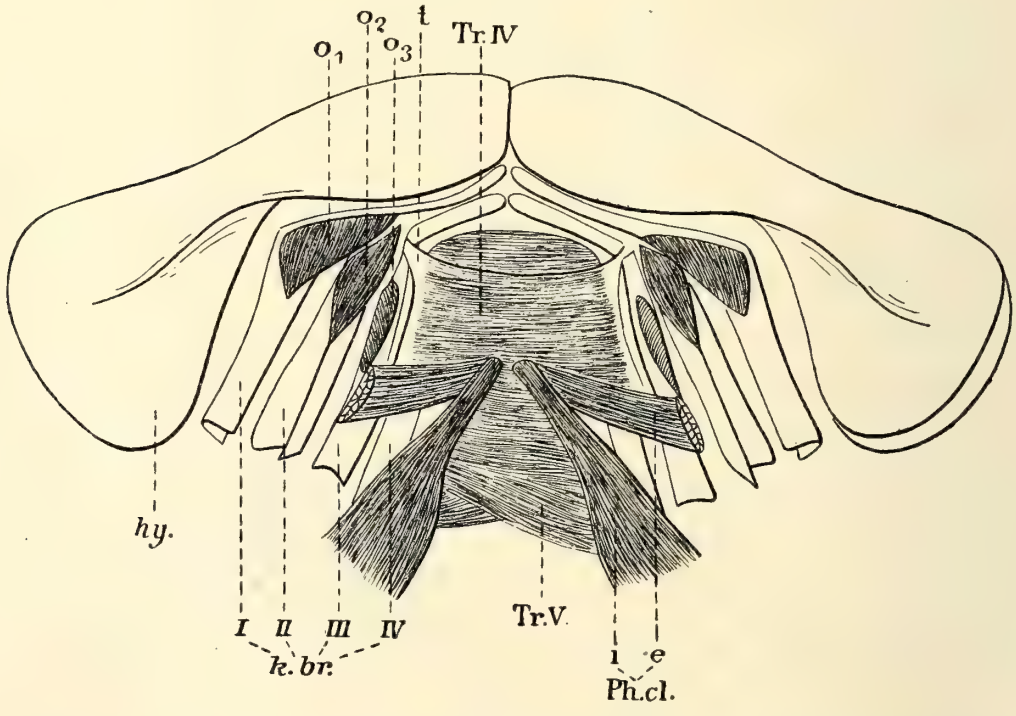



Fig. 31. *Cyclopterus lumpus.* Muskeln an den ventralen Enden der Kiemenbogen.

und deren Verjüngung in rostraler Richtung nähern sich die Insertionsstellen der beiderseitigen Pharyng. clavicularis interni der Mediane; bei einigen Gattungen berühren sie sich; bei *Peristedion* sind die beiden Muskeln sogar auf einer kleinen Strecke verwachsen. Bei *Cottus* begegnen wir einem von der Spitze der Apophyse des dritten Hypobranch. rostrad

verlaufendem, dünnem Muskelband, welches am Urohyale inseriert (Arcuo-hyoideus III). Es findet sich auch bei *Liparis*, wo außerdem ein schmaler, vom Hypobranch. II entspringender Muskel (Arcuo-hyoideus II) sich ihm anschließt.

Den übrigen Gattungen fehlen zwar jene als ausgebildete Muskeln, dennoch sind die die Hypobranch. unter sich und diese mit dem Urohyale in Verbindung setzenden Sehnen zweifellos denselben homolog; bei einem Exemplar von *Scorpaena* fand ich dementsprechend einen solchen Sehnenstrang auf der linken Körperseite zum Teil muskulös.

Während, wie aus obigem zu ersehen, sich *Liparis* durch einen großen Reichtum der longitudinalen Muskulatur auszeichnet, fehlt dieselbe bei *Cyclopterus* (Fig. 31), mit Ausnahme des Pharyngo-hyoideus, vollständig. Selbst der sonst so konstante Interarcualis III/IV fehlt, und an dessen Stelle findet sich nur eine dünne, durchsichtige Haut ohne jegliche Muskelsubstanz, welche den Transv. IV an der Ventralseite überdeckt und sich einerseits am vierten Kiemenbogen, anderseits mit einem kurzen Zipfel am dritten Hypobranch. befestigt (Fig. 31, t.).

Der Kiemenkorb ist sehr kurz und gleichsam in seinen medialen Teilen zusammengeschoben; dementpsrechend liegen die beiden Transversi weit nach vorne; der des fünften Kiemenbogens hat zum Teil schief verlaufende Faserbündel. Die drei Obliqui nehmen in der Reihenfolge vom ersten bis dritten Bogen an Mächtigkeit ab, gerade umgekehrt wie bei der Mehrzahl der andern Teleostier (Fig. 31).

## V. Jugulares.

Ich untersuchte:

Fam. 4. Uranoscopidae.
*Uranoscopus scaber.*

Fam. 7. Callionymidae.
*Callionymus lyra.*

Fam. 9. Blenniidae.
*Blennius ocellatus.*
*Anarrhichas lupus.*
(Dietz, 1912, S. 86).

Fam. 11. Pholididae.
*Pholis (Centronotus) gunellus.*

Fam. 12. Zoarcidae.
*Zoarces vivipara.*

### a) Adductor mandibulae.

In Anbetracht der bei den Blenniidae vorkommenden komplizierten Muskelverschiebungen, wobei die verschiedenen Portionen einander vielfach beeinflußen oder unter sich verwachsen, ziehe ich vor die Abteilungen $A_1$, $A_2$ und $A_3$ nicht wie bisher jede für sich, sondern in Zusammenhang zu besprechen.

Bei *Uranoscopus* ist eine eingreifende Abänderung noch nicht aufgetreten. Die drei Teile hängen sehr fest zusammen und bieten in der Hauptsache primitive Verhältnisse dar; $A_1$ ist dem von *Sebastes* (Fig. 19 u. 28 ) ähnlich.

Bei *Pholis*, *Zoarces*, *Anarrhichas* und *Blennius* hat sich der Adductor mandibulae in sehr eigentümlicher und wahrscheinlich für eine Reihe nahe verwandter Familien charakteristischer Weise differenziert; in völliger Ausprägung findet sich die abweichende Bildung nur bei den beiden Gattungen der Blenniidae und namentlich bei *Blennius*; dennoch lassen sich die ersten Anzeichen derselben schon bei *Pholis* und *Zoarces* nachweisen. Bei *Pholis* (Fig. 32) ist $A_1$, statt wie gewöhnlich eine dünne Muskelplatte zu bilden, sehr dick; und seine Fasern stehen in fiederartiger Anordnung zu beiden Seiten einer medianen Linie. Er hat das Präoperculum verlassen und seine Ursprungsstelle liegt nunmehr an dem Vorderrande des Hyomand. Der Muskel ist in seiner Mitte mit $A_2$ verwachsen, in der Figur ist jedoch die Deutlichkeit der Trennungslinie zu besserer Orientierung und Vergleichung absichtlich übertrieben worden. Insertion am Max. mit einer langen eigenen Sehne ($A_1$t.); außerdem am Mand. $A_2$hat die gleiche fiederartige Faseranordnung, nur ist die mediane Linie geschwungen; sonst zeigt er wenig Bemerkenswertes. $A_3$ ist ein sehr mächtiger Muskel (Fig. 37 b), der sich der Vorderseite des Hyomand. entlang bis auf das Cranium emporgeschoben hat, woselbst seine obersten Fasern am Sphenoticum entspringen. *Zoarces* (Fig. 33) hat im Prinzip ganz den gleichen Bau. Nur hat sich $A_1$ in seinen vorderen Teilen verbreitert, während er sich nach hinten stark verjüngt; damit hat er also schon die für *Anarrhichas* charakteristische Gestalt angenommen; ihm fehlt auch die fiederartige Anordnung seiner Fasern. Die Insertion ist noch ganz wie bei *Pholis* (Fig. 33, $A_1$t.); der Ursprung, ein wenig unter

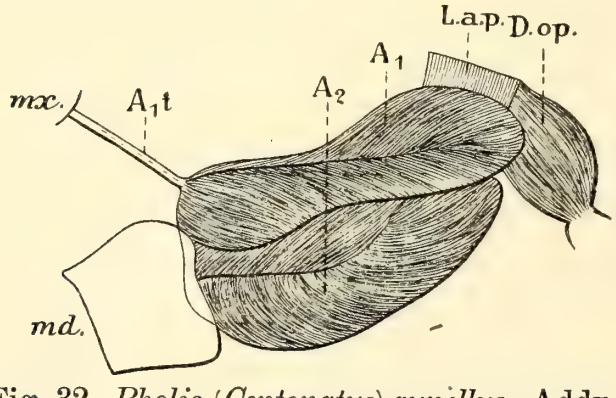



Fig. 32. *Pholis* (*Centonatus*) *gunellus*. Adductor mandibulae und Umgebung.

dem Vorderrande des Dilat. operc. (D.op.) verborgen, am Vorderrande des Hyomand., indem die tiefer liegenden Fasern an einer schmalen Zone zwischen der Insertionslinie des Levat. arc. palat. und der oberen Kontur von $A_2$ entspringen. $A_2$ reicht etwas höher hinauf als bei *Pholis*; ihm fehlt ebenso die Fiederstellung seiner Fasern. $A_3$ ist wie bei *Pholis*, nur etwas höher am Cranium hinaufgerückt; ein kleiner Teil seiner Fasern entspringt an der Außenseite der Insertion des Levat. arc. palat.; der Muskel hat sich sozusagen um den Vorderrand des Levators herumgebogen.

Wir sehen bei *Zoarces* die Verhältnisse von *Anarrhichas* schon gleichsam vorgebildet. Bei letzterem (Fig. 34) hat $A_1$ ähnliche Gestalt,

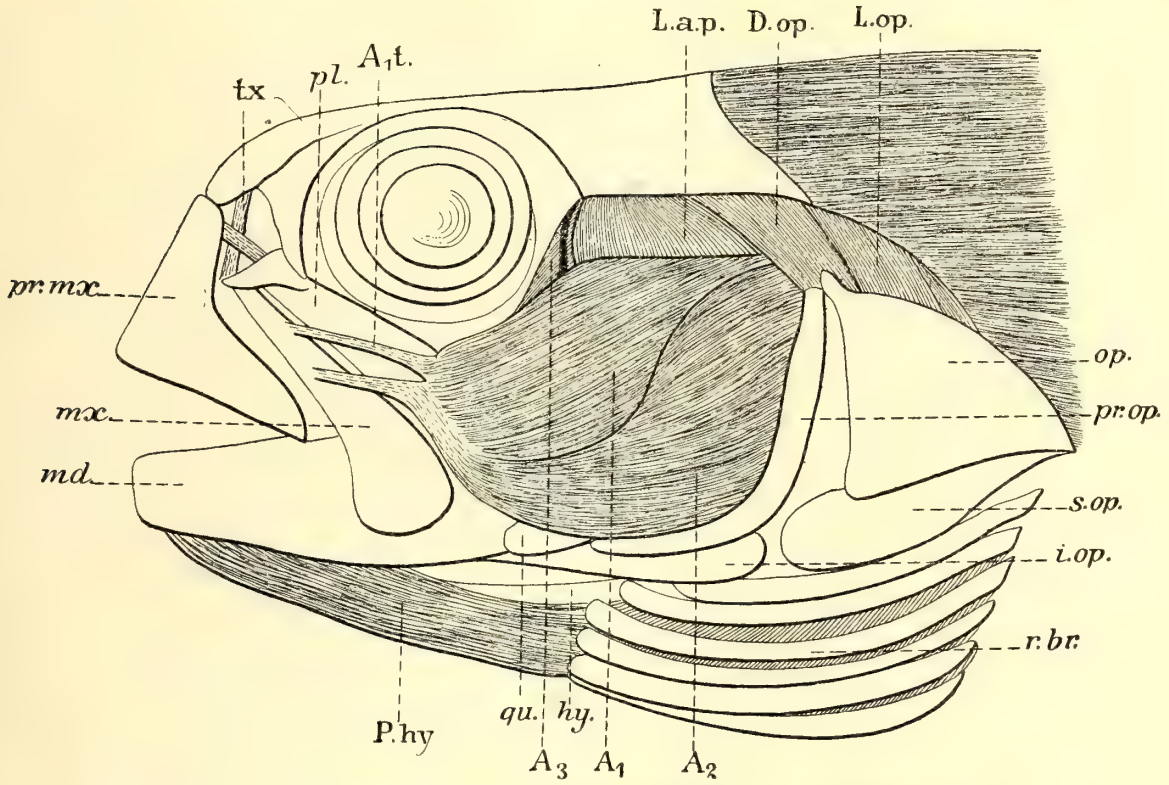



Fig. 33. *Zoarces vivigara.* Oberflächliche Kopfmuskulatur.

nur inseriert er unmittelbar am Max. und am Proc. coronoideus der Mand. (Fig. 34, $A_1t_1$; $A_1t_2$). Der schmale Ursprung hat sich unter dem Dilat. operc. hindurch eine Strecke weit über die Außenfläche der Hyomandibularplatte hinweg emporgeschoben und hat das Cranium (Sphenoticum) erreicht; ebenso erreicht $A_2$ unter beständiger Emporschiebung seines dorso-caudalen Endes das Pteroticum. Am merkwürdigsten ist jedoch die ungeheure Entwicklung von $A_3$. War derselbe bei *Pholis* und *Zoarces* schon eine bedeutende Muskelportion, so erscheint er bei *Anarrhichas* als dicke Muskelschicht, welche die größere Hälfte der ganzen Adductormasse ausmacht und über und hinter der Orbita in beträchtlicher Ausdehnung an der Oberfläche erscheint. Wenn bei den beiden vorhergenann-

ten Gattungen nur noch ein sehr kleiner Teil der Seitenwand des Craniums von $A_3$ als Ursprungsstelle eingenommen wird, so ist bei *Anarrhichas* die ganze postorbitale Seitenfläche desselben in ausgedehntester Weise in Besitz genommen. Der Ursprung erstreckt sich nicht nur über das Sphenot. und Pteroticum, sondern auch über Frontale, Prooticum und die caudale Hälfte des sehr großen, pflugscharartig nach unten vorstehende Parasphenoides: Weil in der postorbitalen Region das Cranium außerordentlich schmal ist, berührt hier der Muskel an der Oberseite des Kopfes fast sein Gegenstück.

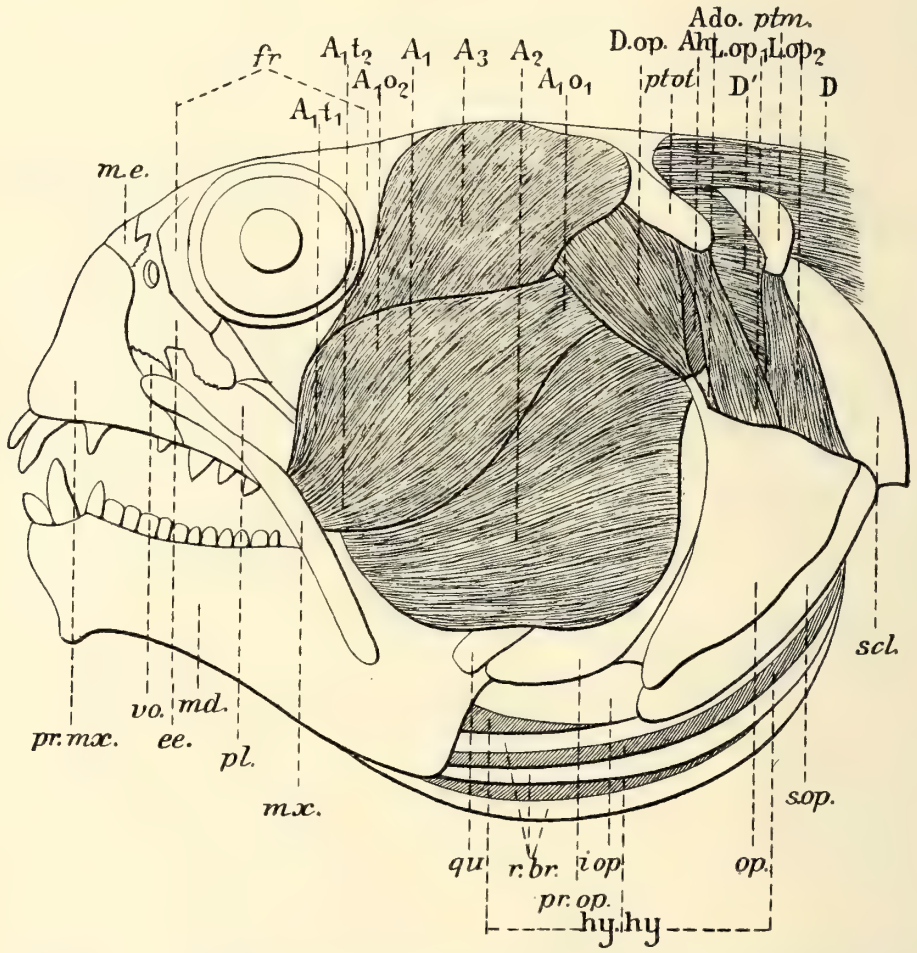



Fig. 34. *Anarrhichas lupus.* Oberflächliche Kopfmuskulatur.

Noch eigentümlicher ist der Bau des Add. mand. bei *Blennius* (Fig. 35, 36) und die Deutung der einzelnen Muskelabteilungen machte mir anfangs große Schwierigkeiten. Ich glaube dieselben, indem ich zum Verständnis der verwickelten Verhältnisse von *Anarrhichas* meinen Ausgang nehme, in nachstehender Weise deuten zu müssen. Die fast die ganze Oberfläche einnehmende Muskelschicht (Fig. 35, $A_2$, $A_3$) ist, wie eine Vergleichung mit *Anarrhichas* lehrt, aus einer weitgehenden Verschmelzung von $A_2$ und dem sekundär entwickelten dorsalen, schon bei *Anarrhichas* oberflächlichen Teile von $A_3$ hervorgegangen. Die betref-

fende Portion von $A_3$ hat sich also rostrad und ventrad ausdehnen müssen, um über $A_1$ hinweg $A_2$ zu erreichen; zugleich sind die tiefer liegenden Teile von $A_3$ reduziert, vielleicht gänzlich verschwunden. $A_1$ wurde dadurch fast ganz von der Oberfläche hinweg und in die Tiefe gedrängt; oberflächlich ist nur noch der dorso-caudale desselben sichtbar in Gestalt eines kleinen Inselchens (Fig. 35, 36, $A_1$md.) das die hinteren Teile von $A_2$ und $A_3$ voneinander trennt und also etwa der in Fig. 34 mit $A_1$o. bezeichneten Stelle entspricht. Es hängt in der Tiefe zusammen mit einer flachen Muskellamelle (in Fig. 36 sichtbar), welche sich nach oben in zwei spaltet, also im Schnitt die Gestalt eines Y aufweist. Sie

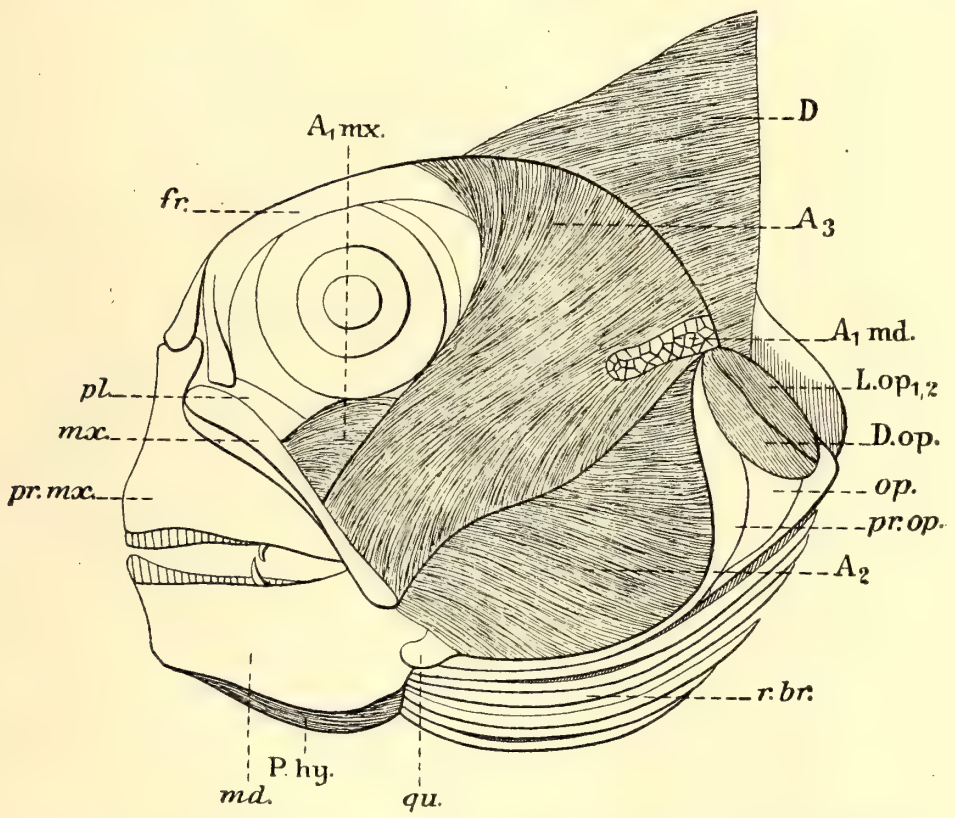



Fig. 35. *Blennius ocellatus.* Oberflächliche Kopfmuskulatur.

entspringt am Hyomand. und Sympl., schiebt sich zwischen die andern mächtigen Muskelmassen ein und inseriert, allmählich dünner werdend, am Caronoidfortsatz der Mandibula. Außerdem besteht noch ein noch tiefer liegender, mächtig entwickelter Muskelabschnitt, den wir seiner Insertion an der proximalen Hälfte des Maxillare wegen (Fig. 36, $A_1$mx.) zu $A_1$ rechnen müssen. Er wird ganz von $A_3$ überdeckt, nur am ventro-rostralen Orbitalrande ist er noch, öfters nur in geringer Ausdehnung, sichtbar (Fig. 35, $A_1$mx.). Er entspringt am Hyomand. und Metapteryg. bis auf das Quadratum herab. Wir müssen also annehmen, daß $A_1$, indem er von $A_3$ überwuchert und in die Tiefe gedrängt wurde, sich zu gleicher Zeit in zwei Teile spaltete, von denen der maxillare, seine ursprüng-

liche Funktion beibehaltend, sich zu einem kräftigen Muskel entwickelte, während der Mandibularteil, offenbar sehr reduziert, sich so gut als möglich dem kleinen, zwischen den drei schweren Muskelmassen übrig bleibenden Raum anpaßte, jedoch noch am meisten Spuren der ursprünglichen Lageverhältnisse beibehielt. $A_2$ hat so ziemlich seine alte Lage und Gestalt beibehalten. Er zeigt wie bei *Pholis* fiederartige Anordnung seiner Fasern; sein oberer Rand ist, wie schon gesagt, mit dem heruntergewachsenen Teil von $A_3$ in der Mitte verwachsen, während am Ursprung wie an der Insertion die Muskeln getrennt sind. Er inseriert außer am Mand. auch noch an der mit demselben durch festes Bindegewebe verbundenen

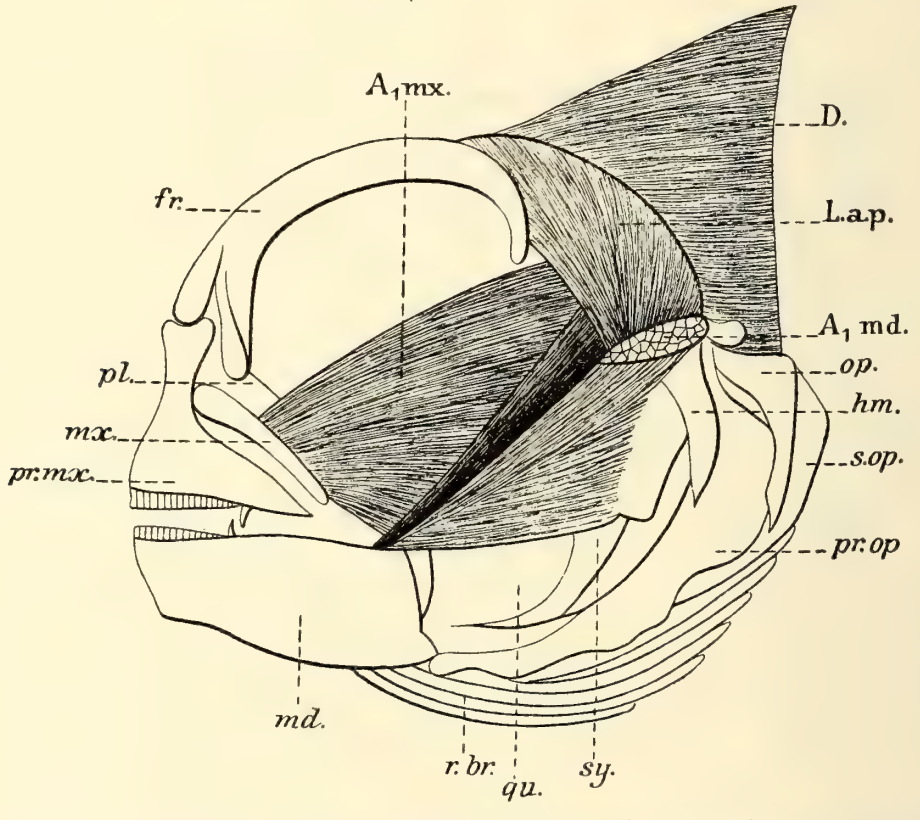



Fig. 36. *Blennius ocellatus.* Wie vorige; $A_2$ und $A_3$ abgehoben.

Spitze des Maxillare. Von $A_3$ (Fig. 35, 36) ist schon manches gesagt worden. Der auf die oben beschriebene Weise sich auf die Oberfläche des Kopfes verbreitende Teil verleugnet seine Eigenart nicht, indem er nur an der Mandibel inseriert. Jedenfalls ist die mächtige, in der Tiefe der Seitenfläche des Schädels anlagernde Muskelmasse, wie dieselbe bei *Anarrhichas* vorkommt, beträchtlich reduziert. Ob noch etwas von den ursprünglicheren Teilen derselben übrig sei, wage ich weder bestimmt zu behaupten, noch zu verneinen. Zwar liegt die oben beschriebene, mit dem »Muskelinselchen« zusammenhängende Lamelle so ziemlich an der primitiven Stelle von $A_3$, und es ließe sich denken, daß der letzte Rest von $A_1$md., zwischen $A_3$ (Oberflächenabschnitt) und $A_2$ zusammengepreßt,

mit demselben verschmolzen wäre. Dann machte aber die vollständige Trennung dieses Teils von der anliegenden Hauptmasse von $A_3$ eine ebenso große Schwierigkeit wie jetzt die vollständige Unabhängigkeit der beiden zu $A_1$ gerechneten Stücke, welche auch stellenweise aneinander liegen (vgl. Fig. 37 *e*.). Die Untersuchung weiterer Vertreter der Familie wird wohl zu einer bestimmten Beantwortung dieser Frage führen können.

Meine hier gegebene Deutung wird gestützt durch den Verlauf des Ram. mand. trig., der sich bei *Blennius* unter allen Muskelabteilungen hindurch, also der Lateralfläche des Arcus palatini anliegend, zum Unterkiefer hinzieht. Der genannte Nervenast liegt bei den andern Gattungen zwischen $A_1$ und $A_3$. Das Verhältnis bei *Blennius* weist also auf eine totale Reduktion der tieferen Teile von $A_3$ hin, welcher in seiner primitiven, d. h. tiefen Lage bei allen Teleostiern immer den Nervenstamm an seiner Außenseite hat; auch stützt es die Deutung des Maxillarmuskels als $A_1$, trotz seiner Lagerung in der Tiefe, weil diese Abteilung immer an der Außenseite des Ram. mand. trig. liegt. Anderseits spricht die gleiche Tatsache gegen die Auffassung der mit dem »Muskelinselchen« zusammenhängenden Lamelle als $A_3$, gerade deshalb, weil dieselbe so ziemlich die primitive Lage von $A_3$ einnimmt und dennoch zum Ram. mand. trig. sich abweichend verhält. Der Ursprung dieser Fasern wird begreiflich, wenn wir ihn in Beziehung setzen zu dem etwa gleichartigen, jedoch weniger weitgehendem Entspringen der tieferen Fasern von $A_1$ an den tieferen Teilen des Hyomand. bei *Zoarces* und *Anarrhichas*, wo sie von den oberen Fasern von $A_3$ nur durch eine kleine Strecke getrennt sind. Auch die Insertion am Proc. coronoideus entspricht der Mandibularinsertion von $A_1$ bei *Anarrhichas*.

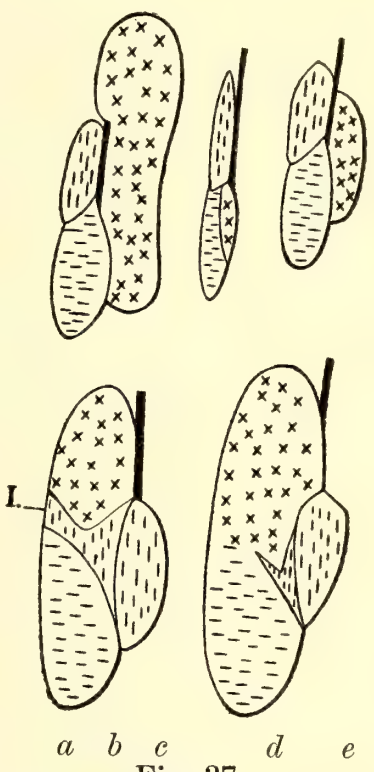



Fig. 37.
Schematische Querschnitte durch den Adductor mandibulae. Linksseitig: Caudalansicht.
*a* stellt das zumeist vorkommende Verhältnis dar.
*b Pholis* und *Zoarces*.
*c Anarrhichas lupus*.
*d Blennius ocellatus*. Querschnitt durch das »Muskelinselchen« (Fig. 35, 36 $A_1$ md).
*e Blennius ocellatus*. Querschnitt rostrad-vorn. Muskelinselchen $A_1$ md.
Der schwarze Strich stellt den Querschnitt des Levat. arc. palat. vor. Die drei Abteilungen sind wie folgt dargestellt:
$A_1$ senkrecht gestrichelt (beide Teile).
$A_2$ wagerecht gesticelt.
$A_3$ mit kleinen Kreuzen.
I Muskelinselchen.

Um diese notwendigerweise etwas langatmigen Auseinandersetzungen dem Leser klarer zu machen, füge ich noch einige ideale Durchschnitte durch den Add. mandibulae der betreffenden Gattungen bei (Fig. 37 *a*—*e*),

welche die ziemlich schwierig sich zu vergegenwärtigenden Verhältnisse veranschaulichen mögen.

Bei *Callionymus* hat (Fig. 38) sich die relative Lage der Adductorabteilungen entsprechend der breit zusammengedrückten Gestalt des Kopfes sehr geändert. Indem bei *Lophius piscatorius* (Dietz, l. c. S. 93, 94, Fig. 19 und S. 117) die Verbreiterung sozusagen an der Unterseite den Anfang genommen hat, und dementsprechend der sehr breite Unterkiefer allseitig über den äußeren Kopfrand hervorragt, sind die ventralen Teile des Adductormuskels ($A_2$) zur Seite ausgewichen. $A_1$ hat sich an der medianen Seite derselben zwischen diesem und dem Cranium eingesenkt. Bei *Callionymus* hingegen hat der Verbreiterungsprozeß offenbar mehr gleichmäßig stattgefunden und setzte nicht an erster Stelle an der Unterseite, sondern mehr in der Mitte des Kopfes ein. Infolgedessen ist der Unterkiefer weit schmäler, als der eigentliche Kopf und in der Dorsalansicht vollkommen unsichtbar (Fig. 38). Diesem Unterschied entsprechend wird bei *Callionymus* gerade der Außenrand des Add. mand. von $A_1$ gebildet, der als ein spindelförmiger Muskel sich zwischen dem horizontal verlaufenden Ast des Präoperc. und dem Distalende des Max. erstreckt. An seiner medialen Seite liegt eine sehr kleine Muskelpartie, welche ich vorläufig als $A_2$ auffasse, keilförmig zwischen seinem Vorderteile und $A_3$ eingeklemmt; sie entspringt am Quadr. bis in die unmittelbare Nähe des Mandibulargelenks und inseriert an der Max., Prämax. und Unterkiefer zusammenhaltenden knorpeligen Bindegewebsmasse, wie solche auch bei *Lophius* auftritt. Er ist augenscheinlich ganz funktionslos. Der übrige Teil des Kiefermuskels, der also in seiner Gesamtheit $A_3$ vertritt, erinnert noch an die außerordentliche Entwicklung dieser Abteilung bei *Anarrhichas*. Auch hier kommt ihm der größte Teil der Muskelmasse

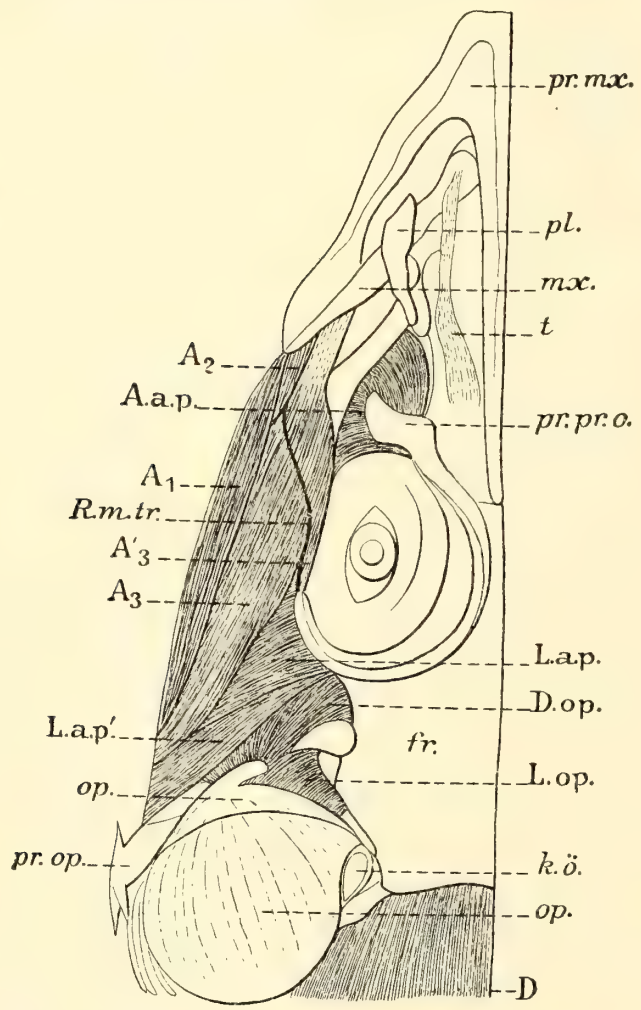



Fig. 38. *Callionymus lyra.* Oberflächliche Kopfmuskulatur. Dorsalansicht.

zu, und er ist in ausgedehntester Weise an der Oberfläche sichtbar. An die reiche Entfaltung der am Cranium entspringenden Partien bei den Blennidae erinnert nur noch eine sehr dünne Lamelle (Fig. 38 $A'_3$), welche mit ihren dorsalen Fasern (wenigstens an der einen Körperseite) an der Spitze des Postorbitalfortsatzes, jedoch mehr nach unten am Vorderrande des Hyomand. entspringt. Sie wird durch den Lev. arc. palat. getrennt von der Hauptmasse (Fig. 38 $A_3$), welche am Hyomand., an der Insertionslinie des Lev. arc. palat., weiter rostrad am Quadr. und dem horizontalen Ast des Präoperc. ihren Ursprung hat. Rostralwärts vom Lev. arc. palat. verschmelzen $A_3$ und $A'_3$ zu einem einheitlichen Muskel, welcher am Hinterrande der Mandibel in deren ganzer Länge inseriert, allerdings auch zu dem oben genannten knorpeligen Bindegewebe in Beziehung tritt.

Die hier gegebene Deutung der etwas dunklen Verhältnisse halte ich für die wahrscheinlichste. Sie wird gestützt durch den Verlauf des Ram. mand. trig. (Fig. 38, *R.m.tr.*), der gemäß dieser Auffassung zwischen $A_2$ und $A_3$ hindurchtritt, wie bei *Anarrhichas*. Ich will jedoch nicht verschweigen, daß sich vielleicht ebensogut das keilförmige zwischengeschobene Stück als eine Abspaltung von $A_1$ ($A'_1$) auffassen ließe, wobei dann zugleich der größere Teil von $A_3$, lateral vom Lev. arc. palat. liegend, als $A_2$, die kleinere mediane Partie ($A'_3$) als $A_3$ zu deuten wäre. Weitere vergleichend-anatomische Untersuchungen sind noch anzustellen, um ein definitives Urteil abgeben zu können. Jedenfalls finden in der hier bevorzugten Auslegung die verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Anarrhichas* am besten ihren Ausdruck. Wir erkennen also im Bau des Add. mand. bei *Pholis*, *Zoarces* und *Anarrhichas* ein einziges Prinzip, eine Entwicklungstendenz, welche sich äußert in der Zurückziehung von $A_1$ vom Präoperc. und der Übertragung seines Ursprungs auf das Hyomand., wobei er sich unter dem Dilat. operc. hindurchschiebt, zweitens in einer außerordentlichen Größenzunahme von $A_3$ und dessen Ausbreitung über das Cranium, welche bei *Anarrhichas* vollendet vorliegt. *Blennius* zeigt uns eine einseitige Fortbildung dieser Tendenz, welche von *Anarrhichas* ihren Ausgang nimmt und eine besondere Richtung genommen hat; auch *Callionymus* schließt sich wahrscheinlich an *Anarrhichas* an, durch die Verkürzung der dorso-ventralen Achse des Kopfes wurde jedoch der craniale Teil von $A_3$ auf ein Minimum reduziert. Man vergleiche die Fig. 32—38.

*Aw*, die muskulöse Ausbildung der Innenfläche jeder Unterkieferhälfte, beansprucht bei den beiden Blenniidengattungen ein besonderes Interesse. Bei *Anarrhichas* ist dieselbe kaum vorhanden; an ihrer Stelle liegt ein von der Sehne des Adduct. mand. völlig unabhängiger, abge-

plattet-spindelförmiger Muskel, der in seinen caudalen Teilen sich von der Innenfläche der Mandibeln frei abhebt und unvermittelt übergeht in eine flache Sehne, welche am Arc. palat. (zwischen Sympl. und Quadr.) entspringt. In meiner schon öfters genannten Arbeit (1912) äußerte ich die Vermutung, daß der Muskel entstanden sei durch Übergang der Fasern von *Aw* auf ein auch bei vielen andern Teleostiern vorkommendes, zwischen Palatinbogen und Unterkiefer verlaufendes Band. Der Tatbestand bei *Blennius* bestätigt diese Vermutung. Hier ist *Aw* noch deutlich nachweisbar; die eben genannten sehnigen Bänder kommen in der Zwei- bis Dreizahl vor, und zeigen jedes an seinem mandibulären Ende eine kleine scharf umschriebene Stelle, wo sich Muskelsubstanz angesammelt hat, offenbar von *Aw* übertragen. Wir haben hier also eine sehr eigentümliche Art der Muskelbildung vor Augen. *Blennius* zeigt uns die Anfänge, bei *Anarrhichas* haben die Muskelfasern etwa den halben Weg erreicht, und das vorhandene Material (*Aw*) ist fast verbraucht. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß man noch einmal einer Blenniidengattung begegnet, bei der ein Muskel unmittelbar vom Palatinbogen entspringt und sich an der Innenseite der Mandibula inseriert.

### b) Dorsale Trigeminus- und Facialismuskulatur.

Der Levator arcus palatini (Fig. 32, 33, 38 L.a.p.) wird bei *Zoarces* und *Pholis* nur teilweise vom Adductor mandibulae überdeckt; die obere freiliegende Hälfte ist meistens die dickere. Bei *Uranoscopus* und *Anarrhichas* reicht $A_1$ so weit dorsad, daß der Lev. arc. palat. vollständig bedeckt wird; bei *Anarrhichas* ist er weit vom Hinterrande der Orbita entfernt und entspringt an der Spitze eines zum Sphenot. gehörigen Fortsatzes, der die tiefe Grube, welche der Cranialteil von $A_3$ ausfüllt, hinten abschließt. Bei *Blennius* ist er außerordentlich groß (Fig. 36), hat sich dorso-rostrad ausgedehnt und den Grund der eben genannten tiefen Grube, welche sich zwischen dem postorbitalen Frontalfortsatz und dem Sphenoticalforstatz erstreckt, vollständig eingenommen, während diese Grube weiter von dem ihm völlig überdeckenden $A_3$ ausgefüllt wird. Letztere Muskelportion, welche den Levator arc. palat. bei *Anarrhichas* (Fig. 37 *c.*) zwar überragt, jedoch immer an seiner medialen Seite verbleibt, liegt bei *Blennius* seiner Lateralfläche auf; und dieses umgekehrte Verhältnis ist eine Bestätigung der auf den vorhergehenden Seiten auseinandergesetzten Theorie des Übergreifens von $A_3$ auf die Außenseite des Adductors.

Bei *Callionymus* ist der Levator zum Teil an der Oberfläche sichtbar; wenn die der Fig. 38 zugrunde liegende Deutung die richtige ist, trennt er

zwei Portionen von $A_3$ voneinander, ein sonst ungewöhnliches Verhältnis. Die hinteren Fasern (Fig. 38, L.a.p.') liegen einem Hyomandibularfortsatz flach auf und sind wohl funktionslos.

Der Dilatator operculi kommt bei *Anarrhichas* und *Blennius* nicht oder kaum noch mit dem Levat, arc. palat. in Berührung; bei ersterem, wo er nur am Cranium entspringt, wird er durch die sich zwischen beide schiebenden dorso-caudalen Enden von $A_1$ und $A_2$ von demselben getrennt; bei *Blennius* (Fig. 35, D.op.) entspringt er nur am Hyomand., liegt weiter nach hinten als der Levator und inseriert, mehr einem Levator als einem Dilatator operculi ähnlich, am oberen Rande des Kiemendeckels.

Die übrigen Muskeln weisen keinerlei Besonderheiten auf. Wie zu erwarten war, schließt der Add. arc. palat. die Infraorbitalspalte; bei *Callionymus* ist der rostrale Abschnitt einigermaßen zu einem besonderen, zum Palatinum gehenden Muskel differenziert.

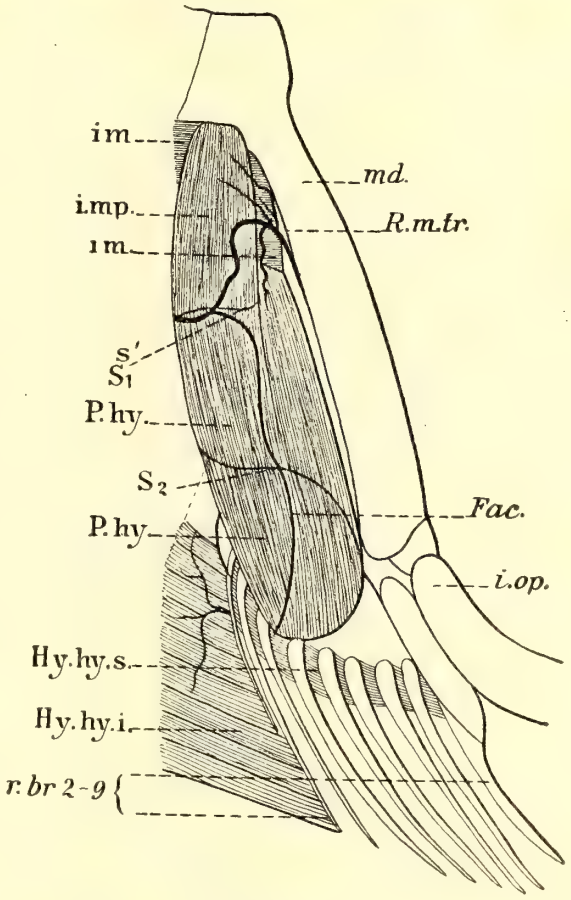



Fig. 39. *Anarrhichas lupus.* Hyoidmuskulatur. Ventralansicht.

### c) Ventrale Trigeminus- und Facialismuskulatur.

Intermandibularis immer vorhanden; bei *Uranoscopus* und *Callionymus* schwach. Der Protractor hyoidei von *Anarrhichas* (Fig. 39) stimmt mit dem bekannten dreiteiligen Typus überein. *Pholis* weicht ab, indem anstatt der gepaarten ventralen Insertion (Intermand. post. oder P. $hy._3$) nur ein einziger unpaarer Abschnitt da ist; die dorsale Insertion hingegen ist deutlich zweiteilig. Bei *Uranoscopus* fehlt letztere überhaupt. *Zoarces* zeichnet sich, wie von Holmquist (1911, Fig. XIV, S. 61) beschrieben und abgebildet wurde, durch eine derjenigen von *Trigla* und *Peristedion* ähnliche, jedoch stärkere Reduktion der Ventralinsertion aus.

*Blennius* zeigt uns eine interessante Übergangsbildung. Bei dem einen meiner beiden Exemplare (Fig. 40) erinnert der Protractor hyoidei in seinem Äußeren zwar ziemlich stark an *Anarrhichas*; es ist aber die wichtige Neuerung aufgetreten, daß die beiderseitigen Muskeln in der

Medianlinie in beträchtlicher Länge zusammentreten. Im hyoidalen wie im mandibularen Abschnitt begegnen sich ihre Fasern in einem scharfen Winkel; der Intermandibularis wird an der Ventralseite völlig durch den letzteren verdeckt. Bei dem zweiten Exemplar (Fig. 41) hat sich das Aussehen des Muskels sehr geändert; der einzige Unterschied ist jedoch, daß sich der Verwachsungsprozeß jetzt über seine ganze Länge erstreckt. Dementsprechend verlaufen die caudalen Fasern nunmehr vollkommen quer[1].

Die zuletzt beschriebene Bildung bietet uns einen Anhaltspunkt für die richtige Deutung der Befunde bei *Callionymus*. Holmquist (1911, S. 61, 62, Fig. XV), der sie beschrieb und abbildete, hatte jedoch offenbar ein Exemplar zur Hand, bei dem sich der Protractor hyoidei in einem besonders stark degenerierten Zustande befand; ich gebe daher (Fig. 42) eine eigene Abbildung zur Vergleichung bei, aus welcher zu ersehen ist, daß öfters noch ein ziemlich kräftiger und zusammenhängender Muskel gebildet wird. Doch bleibt auch hier der Intermandibularis vollständig frei. Die Übereinstimmung mit *Blennius* (Fig. 41) ist ohne weiteres klar, ja die Bildung erscheint geradezu als entstanden aus einer direkten Fortsetzung der Prozesse, welche bei letzterer Gattung stattgefunden haben müssen, indem sich der Intermandibularis posterior weiter caudad ausdehnte, in seinen vorderen Teilen verkümmerte, dafür aber nach hinten nicht unbeträchtlich an Größe zunahm. Das Ganze ist mit Holmquist (l. c. S. 61) als eine Degeneration aufzufassen, wobei wir jedoch annehmen müssen, daß eine *Blennius* ähnliche Bildung, welche eher als eine Weiterentwicklung zu betrachten ist, vorangegangen sei. Nur bei *Trachinus* findet sich noch die ursprüngliche Kreuzung der beiden medianen Muskel-

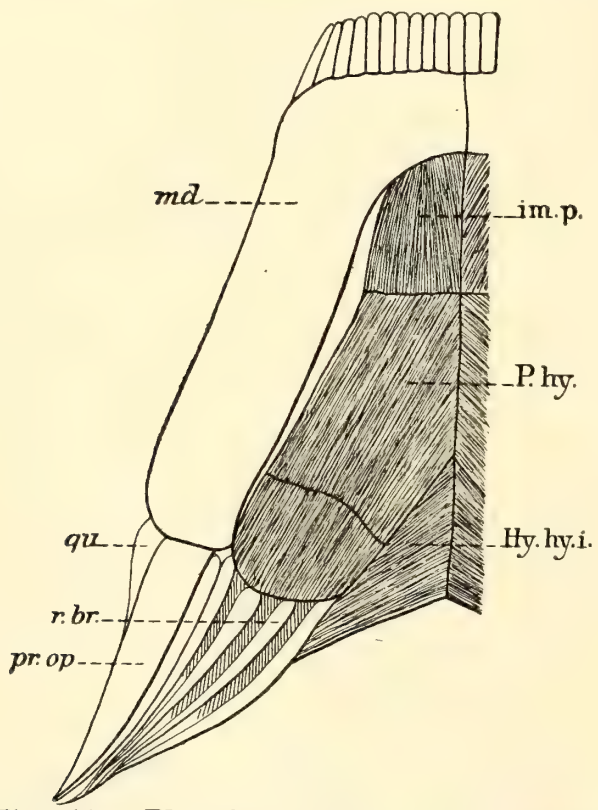



Fig. 40. *Blennius ocellatus*. Hyoidmuskulatur. Ventralansicht.

[1] Es gelang mir leider nicht, in dem zweiten Exemplar die Lage oder überhaupt die Anwesenheit des zweiten Muskelseptums festzustellen, obschon dasselbe höchstwahrscheinlich vorhanden war.

bündel des Hyo. hyoid. inf. Bei *Uranoscopus* sind die sich kreuzenden Bündel verwachsen, von der Verwachsungsstelle gehen ein paar schwache Sehnen zu den beiden Hypohyalia. Bei den andern Gattungen hat der Hyo. hyoid. inf. die Gestalt einer querverlaufenden Lamelle angenommen, mit mehr oder weniger schiefem Verlauf der ihn zusammensetzenden Fasern (Fig. 39—42).

### d) Dorsale Kiemenbogenmuskulatur[1].

Dieselbe ist wie bei den übrigen Abteilungen der Acanthopterygier, und zwar wie zu erwarten war, in seiner höchsten Differenzierung. Ein Lev. arc. II Ifehlt und der Obliquo-transversus ist in allen seinen Teilen scharf gesondert. Nur bei *Callionymus* (Fig. 43) sind mehrere Besonderheiten zu erwähnen, welche demselben eine ziemlich isolierte Stellung zuweisen. Einzelne geringfügigere Abweichungen vom normalen Bau sind wohl die direkte Folge der in dorso-ventraler Richtung zusammengedrückten Gestalt dieses Fisches. Der Obliquo-transversus ist nur eine dünne Muskellamelle, welche caudad mit dem eigentlichen Transversus dorsalis breit zusammenhängt. Daß das jedoch nicht als primitives Merkmal aufgefaßt werden darf, beweist der komplizierte Verlauf seiner Fasern. Der scharf gesonderte Lateralteil (Fig. 43, $o.tr._2$) entspringt am Hinterrande des Epibranch. II über einen großen Teil seiner Länge. Der Mittelteil ($o.tr_1$) ist sehr dünn, nur der Außenrand bildet eine sich dem Lateralteil auflegende Falte und erhebt sich etwas über dessen Niveau: Nach vorn nehmen alle Fasern eine longitudinale Richtung an und verschwinden allmählich in der Bindegewebsdecke der Mundhöhle.

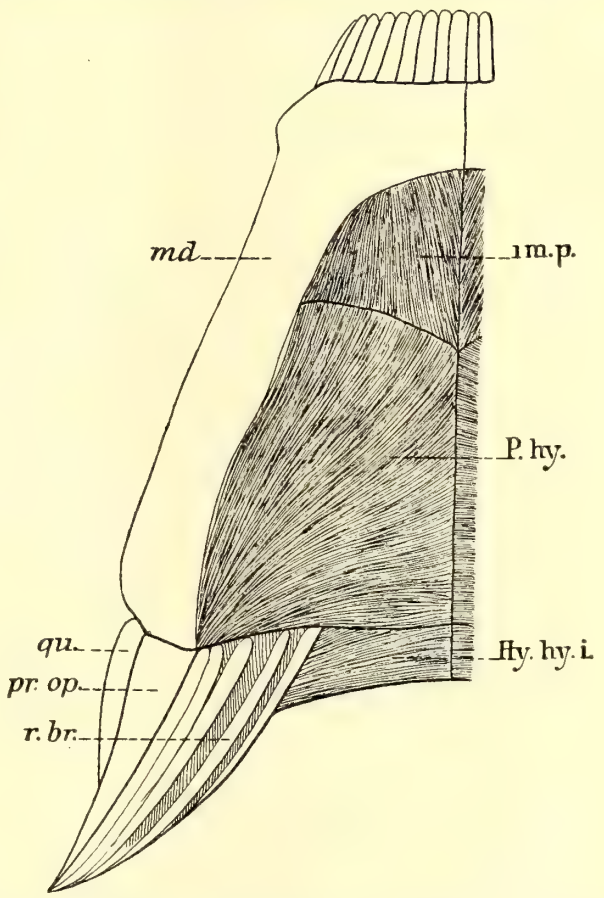



Fig. 41. Wie vorige. Von einem anderen Exemplar derselben Art.

In seinen medianen Teilen ist er als solcher fast ganz verschwunden und die an dieser Stelle zu erkennenden Fasern ließen sich fast ebensogut

[1] Bei *Pholis* nicht untersucht.

als direkte Fortsetzung des lateralen Abschnitts deuten. Wäre diese Bildung noch ein wenig weiter in der gleichen Richtung vorgeschritten, so wäre auch die Falte am Außenrande gänzlich geschwunden und der Obliquo-transversus wäre nur von einer einzigen flachen Querlamelle gebildet, wie eine solche tatsächlich bei *Lophius* (Dietz, 1912, S. 101, Fig. 21) vorkommt. Es wird also ein außerordentlich primitives Verhalten des Obliquo-transv. vorgetäuscht, welches jedoch in Wirklichkeit der Ausdruck einer sehr weitgehenden Differenzierung ist.

Wichtiger ist aber das Auftreten von drei kleinen Muskeln (Fig. 43, o.i.$_{1—3}$), welche ich vorläufig als Obliqui inferiores deute. Es sind bandförmige Muskelchen, welche quer zur Körperachse verlaufen und der

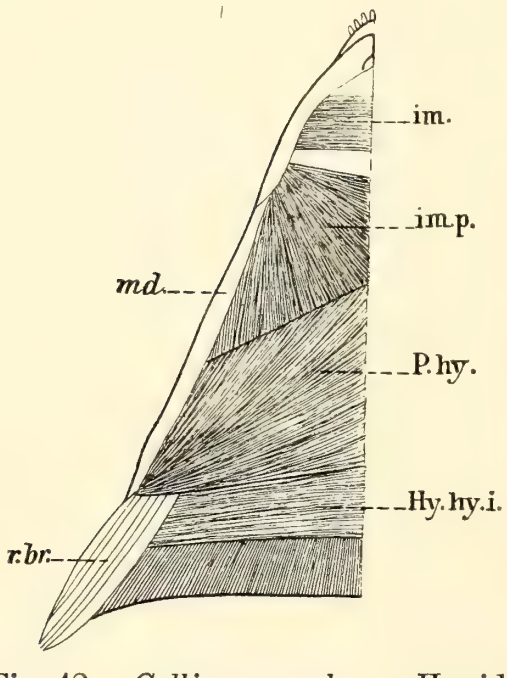



Fig. 42. *Callionymus lyra.* Hyoidmuskulatur. Ventralansicht.

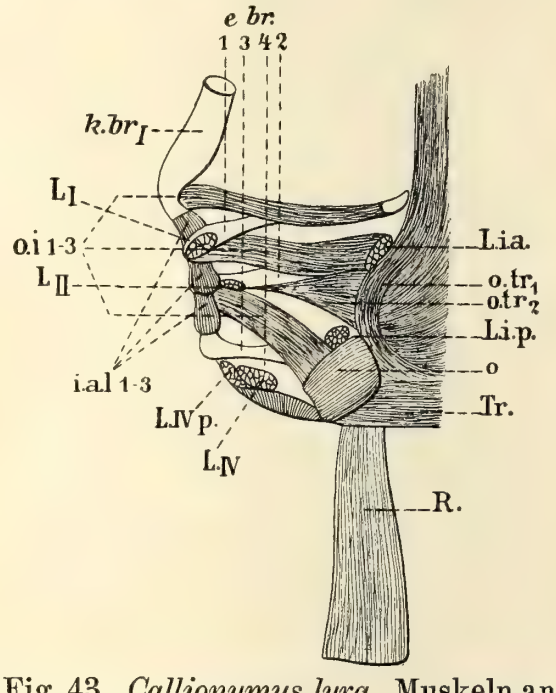



Fig. 43. *Callionymus lyra.* Muskeln an den dorsalen Enden der Kiemenbogen. Dorsalansicht. Die Levatores sind abgeschnitten.

Oberseite des ersten, zweiten und dritten Epibranch. mehr oder weniger schief aufliegen. Das zweite und dritte stimmen auch in ihrem Ursprung und ihrer Insertion mit dem von Vetter, Allis und mir bei einigen Gattungen beschriebenen Obliqui inferiores überein, indem sie sich zwischen dem Epibranch. I und dem Pharyngobranch. II und III, bzw. zwischen Epibranch. II und Pharyngobranch. III und Epibranch. IV erstrecken; der erste verläuft zwischen Ceratobranch. I und dem medialen Ende des Epibranch. I, ist jedoch zweifellos den beiden hinteren seriell homolog.

An dieser Stelle schließe ich noch die Beschreibung dreier kurzer, aber ziemlich kräftiger Muskeln an, welche die ersten drei aufeinanderfolgenden Kiemenbögen in ihren Epi-Keratobranchialgelenken unter sich

verbinden (Fig. 43, i.a.l.$_{1-3}$). Vielleicht liegen hier Adductores arcuum branchialium vor, wie solche auch bei *Anarrhichas* und *Blennius* an den drei ersten Kiemenbögen ziemlich ausgebildet erscheinen, welche jedoch ihre Ursprungsstelle gewechselt haben. Diese Auffassung wird bestätigt, indem der erste tatsächlich mit einem Teil seiner Fasern sich am Epibranch. I inseriert, sich also noch teilweise ganz wie ein Adductor arc. branch. I verhält.

### e) Ventrale Kiemenbogenmuskeln[1].

Der Pharyngo.-hyoideus ist bei *Callionymus* ein platter Muskel, der horizontale Stellung einnimmt (Fig. 44). Bei *Zoarces* sind die vorderen

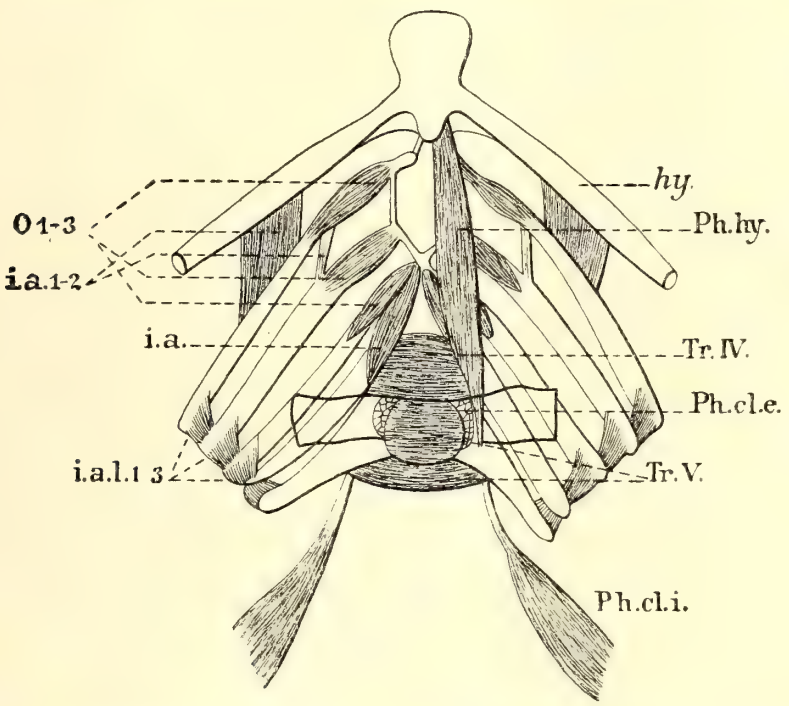



Fig. 44. *Callionymus lyra.* Muskeln an den Ventralenden des Kiemen- und des Hyoidbogens. Ph. cl. e. im Umriß. Auf der linken Körperseite ist der Pharyngo-hyoideus (Ph. hy.) nicht entfernt worden.

Teile der beiderseitigen Muskeln miteinander verschmolzen; namentlich ist dies aber der Fall bei den sehr ausgebildeten Pharyngo-hyoidei von *Blennius*. Die beiden Muskeln, welche außer an Ossa phar. inf. auch mit dünner Sehne an den Ceratobranch. IV entspringen, bilden in ihren vorderen Hälften nur einen einzigen, ungepaarten starken Muskelbauch. Er nimmt an seiner Dorsalfläche jederseits einen vom Hypobranch. III ausgehenden Arcuo-hyoideus auf. Der letztgenannte Muskel kommt auch bei *Anarrhichas* vor, jedoch unabhängig vom Pharyngo-hyoideus. Die drei Obliqui sind bei *Anarrhichas* wie gewöhnlich in guter Ausbildung

[1] Nicht untersucht bei *Pholis*.

vorhanden; bei den andern zeigen sie eine mehr oder weniger weitgehende Reduktion. Bei *Uranoscopus* sind sie nur noch in Spuren nachweisbar und wahrscheinlich nahezu funktionslos. Bei *Callionymus* (Fig. 44, i.a.$_{1-2}$) und bei *Zoarces* hat sich die Insertion des ersten und zweiten Obliquus teilweise auf das Keratohyale bzw. auf das Kerato-Hypobranchialgelenk des ersten Kiemenbogens verschoben, und es hat sich ein kurzer breit bandförmiger Muskel zwischen dem ersten Kiemenbogen und Hyoidbogen gebildet, während der zweite fast sehnig ist. Bei *Blennius* scheint diese Übertragung der Insertionsstellen sogar vollständig stattgefunden zu haben, denn ich habe bei meinen, allerdings ziemlich kleinen Exemplaren keine Spur eines ersten und zweiten Obliquus (im eigentlichen Sinne) auffinden können. Der dritte Obliquus (Fig. 44, o.$_3$ bei *Uranoscopus* in noch höherem Grade reduziert als die zwei andern, ist nur bei *Blennius* deutlich in zwei Teile gespalten; der am halb-elliptischen Band sich inserierende Teil (o'$_3$) ist weitaus der größere von den beiden.

Der Interarcualis arc. III/IV ist bei *Blennius* außerordentlich kurz und kaum bemerklich in der Ventralansicht; er liegt der Dorsalfläche des letztbeschriebenen Muskels (o'$_3$) an und ist mit demselben verwachsen. Bei *Uranoscopus* fehlt er völlig, und dieses, sowie die oben beschriebene Reduktion der Obliqui läßt sich verstehen aus dem Bau des Kiemenkorbes, dessen Ventralteil durch die dicht aneinander liegenden, sehr langen und durch eine starke bindegewebige Haut verbundenen Hypobranchia nur eine geringe Beweglichkeit zukommt[1]. Der Transversus IV ist sehr schmal und sein Vorderrand liegt noch caudal von demjenigen des gut ausgebildeten Transv. V.

Die beiden Pharyngoscapulares kreuzen sich an ihrer Insertion nicht oder kaum; meist ist der Internus weit nach hinten gerückt und inseriert entweder breit oder wie bei *Callionymus* (Fig. 44, ph.cl.e., i) mit sehr langer und schmaler Sehne an dem Caudalteil des Os pharyng. inf. Merkwürdig ist es, daß bei dieser Gattung der Externus sich der Medianlinie genähert und zwischen den beiden Transversi ventrales hineingeschoben hat.

## Anhang.

### Die Muskulatur von *Balistes capriscus*.

I. Adductor mandibulae. Der Adductor mandibulae bildet in toto eine rhomboidische, zum größten Teil rostro-ventral vom Auge liegende Muskelmasse, welche aus mehreren unter sich sehnig zusammenhängen-

[1] Vgl. *Cyclopterus* (Fig. 31) und den zugehörigen Text.

den Muskelplatten besteht. Bei der Beschreibung können wir zunächst eine am Maxillare inserierende und eine zur Mandibel gehende Portion unterscheiden. Jene (Fig. 45, $A_1$mx.) liegt nur teilweise oberflächlich; größtenteils wird sie von dem zweiten mandibularen Abschnitt überdeckt; der Ursprung liegt auf einem Teil des präorbitalen Schädelrands (Frontale), auf dem Präorbitalfortsatz, einer die Augenhöhle nach vorn abschließenden, sehr starke bindegewebigen Fascie und am weitesten caudad noch auf einer kleinen Stelle des Hyomand.; die Fasern zeigen große Unterschiede in ihrer Länge; die in der Mitte verlaufenden sind teilweise sehnig. Bevor

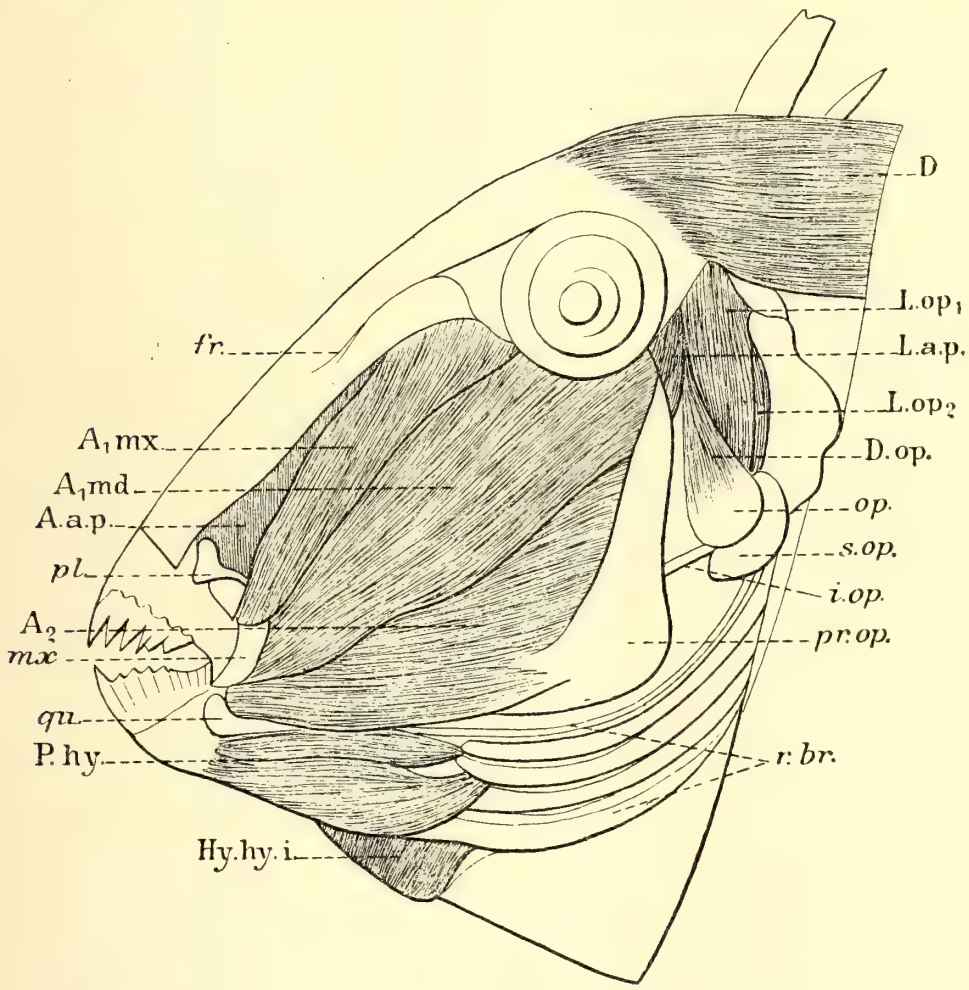



Fig. 45. *Balistes capriscus.* Oberflächliche Körpermuskulatur.

der Muskel am Hinterrand des Oberkiefers inseriert, nimmt er noch ein plattes Muskelbündel auf, das weit von den andern Teilen gesondert am Metapterygium entspringt und nach kurzem dorso-rostralen Verlauf sich seiner Sehne anschließt. Am Mandibularteil des Adductors unterscheide ich zunächst eine ganz oberflächliche, dünne Muskellamelle (Fig. 45, $A_1$ md.) von schmaler dreieckiger Gestalt. Sie entspringt fast gänzlich an der besagten subocularen Fascie, nur die caudalen Fasern am Präopercular-fortsatz des Hyomand. Ihre Innenfläche hängt mit allen tieferen Teilen des Adductors sehnig zusammen, dennoch ist sie stellenweise auch ganz frei

und zweifellos als ein Abschnitt für sich zu betrachten. Die beiden beschriebenen Abschnitte lassen sich am besten als Maxillar- und Mandibularteil eines zweigespaltenen $A_1$ deuten. Auch der Verlauf des Trigeminusstammes stützt diese Auffassung, indem die beiden Muskelportionen lateral, alle übrigen Teile medial von demselben liegen.

Weil letztere deutlich in zwei Portionen zerfallen, sind wir berechtigt, sie als $A_2$ (Fig. 45) und $A_3$ anzusprechen. Die eine, $A_2$ also, liegt an der Oberfläche; der Ursprung hat sich dorso-caudad über den riesigen Präopercularfortsatz des Hyomand. ausgedehnt bis zum unteren Augenrande (hier bedeckt von $A_1$md.); außerdem erstrecken sich die ventralen Fasern (welche am Quadratum entspringen) caudad über die Außenfläche des Präoperc., wo sie eine mehr oder weniger gesonderte Lamelle bilden. Endlich ist wohl ein aus wenigen Fasern bestehendes in der Tiefe liegendes Muskelplättchen als $A_3$ zu deuten. Dasselbe entspringt auf der vorderen Hälfte des Metapteryg.; seine Fasern bilden bald eine schwache Sehne, welche sich mit derjenigen von $A_2$ verbindet. *Aw* fehlt.

Der Levator arcus palatini ist verhältnismäßig klein, liegt fast ganz an der Oberfläche (Fig. 45, L.a.p.) und inseriert nur an einer kleinen Partie des Hyomand. Die Opercularknochen (Fig. 45, op., s.op., i.op.) sind mit Ausnahme des Präoperculums sehr klein, dementsprechend ist der Dilatator operculi (Fig. 45, D.op.) nur schwach. Von seinem sehr schmalen Ursprung am Postorbitalfortsatz verbreitert er sich allmählich und setzt sich eine Strecke weit über die Außenfläche des Operc. fort. Die beiden Levatores (L.op.$_1$, L.op.$_2$) sind dagegen gut ausgebildet, ebenso die dicht aneinander liegenden Adductores hyomand. und operculi. Die abweichende Bildung des Adduct. arcus palatini steht offenbar in Beziehung zur seitlich komprimierten Körpergestalt. Die Fissura infraorbitalis ist sehr enge; das Parasphenoid ist groß und pflugscharartig gebildet; es erstreckt sich nach unten zwischen die beiderseitigen Arcus palatini. Der Adductor arc. palat. tritt nach Abhebung des Add. mand. zutage als ein Muskel von unregelmäßig-quadratischer Gestalt. Er entspringt auf der Unterseite des präorbitalen Frontalabschnitts und auf der Seitenfläche des Parasphenoids. Seine Insertion erstreckt sich längs des mediodorsalen Randes des Arcus palatini in seiner ganzen Ausdehnung, verschließt also die Fissura infraorbitalis vollständig. Seine Fasern haben sehr verschiedene Richtung; nur zum kleinsten Teil verlaufen sie quer nach außen, meistenteils jedoch der Körperachse parallel rostrad, wobei die an der Unterseite des Frontaldaches entspringenden sich immer mehr ventralwärts neigen und immer kürzer werden, je weiter sie nach vorn liegen. Dieser Vorderteil des Muskels ist durch ein schmales sehniges

Band abgesetzt und inseriert an dem kleinen, dem Pterygoidknochen beweglich angeschlossenen Palatinum (Fig. 45, pl.). Dieser als Rückzieher des Palatinums differenzierte Teil tritt unter dem Oberrande des Add. mand. hervor und wird nach Abhebung der Haut sogleich sichtbar (Fig. 45, A.a.p.).

Der starke Intermandibularis ist weit nach hinten gerückt; der Protractor hyoidei (Fig. 45, P.hy.), welcher entsprechend der seitlich komprimierten Körpergestalt an den nach außen gekehrten Flächen des Hyoids und der Radienbasen entspringt, ist jederseits gespalten; alle vier Teile vereinigen sich jedoch vor ihrer Insertion am Unterrande der Mandibularsymphyse, welche also nur ventral vom Intermand. stattfindet. Der Hyo-hyoideus superior ist eine sehr breite Lamelle, welche der Innenseite der Radii branchiostegales entlang verläuft; der Hyo-hyoideus inferior (Fig. 45, Hy.hy.i.) bildet eine quere Verbindung nicht nur zwischen den beiderseitigen vorderen Radien, sondern auch mehr rostrad zwischen den Hyoidknochen bis nahe der Symphyse. An der Innenseite dieser Querbrücke verläuft jederseits eine dünne Muskellamelle von den Branchostegalradien schief nach vorn bis zum Hypohyale der eigenen Seite; die Überkreuzung fehlt.

Die Kiemenbogenmuskulatur sitmmt dorsal wie ventral im Prinzip mit der der Acanthopterygier überein; die Unterschiede sind nicht größer als sie auch innerhalb dieser Gruppe auftreten. Alle charakteristischen Muskeln sind vorhanden. Ein Lev. arc. III fehlt wie bei den mehr spezialisierten Acanthopterygiern. Vom Obliquo-transversus sind nur die lateralen Teile nachzuweisen; sie verhalten sich in allen Einzelheiten wie bei den Acanthopterygiern, reichen aber fast bis zur Medianlinie und inserieren hier an den Seitenflächen des Parasphenoids. Der Medianteil fehlt gänzlich; vermutlich ist jedoch als ein solcher anzusprechen ein kurzer Muskel, der kappenartig dem kleinen Pharyngobranch. II aufliegt und caudad am Pharyngobranch. III inseriert. Nicht wahrscheinlich ist es, daß er einen Obliquus inferior darstellt.

Adductorus arcuum branchialium sind kaum nachzuweisen.

Als bemerkenswerte Einzelheiten im Bau der ventralen Muskulatur sind anzuführen.

a) Der Obliquus I inseriert nur zum kleinsten Teil am Hypobranch. I, sonst am Hypohyale.

b) Die Insertion des Obliq. II ist auf benachbarte Sehnen verlagert, welche sich am Rand des Urohyale festsetzen.

c) Der Obliq. III ist einheitlich.

d) Es sind zwei Interarcualis III/IV vorhanden. Der eine inseriert

in der Mitte der halb-elliptischen Sehne und ist ohne weiteres dem gleichbenannten Muskel der Acanthopterygier homolog, der zweite liegt tiefer, wird in der Ventralansicht vom Obliq. III verdeckt und inseriert am dritten Hypobranchiale.

e) Wie bei *Gobius* (vgl. Fig. 18) findet sich auch bei *Balistes* ein Arcuoclavicularis, welcher sich fast ganz so wie bei erstgenannter Gattung verhält.

## Literaturverzeichnis.

Allis, Edw. Ph. (1903). The Shull and the Cranial and first Spinal Muscles and Nerves in *Scomber scomber*. in: Journ. Morph. Vol. 18, p. 45.

Bruch, C. (1875). Vergleichende Osteologie des Rheinlachses. 2. Aufl. Mainz.

Cunningham, J. T. (1890). A Treatise on the common Sole (*Solea vulgaris*). Plymouth.

Dietz, P. A. (1912). Vergelijkende Anatomie van de Kaak- en Kieuwboogspieren der Teleostei. Diss. Leyden.

Edgeworth, F. H. (1911), On the Morphology of the Cranial Muscles in some Vertebrates. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 56, S. 167.

Holmquist, O. (1910). Der Musculus protractor hyoidei und der Senkungsmechanismus des Unterkiefers bei den Knochenfischen. in: Lunds Univ. Aarskrift Afd. 2. (2) 6. Bd. Nr. 6.

— — (1911). Studien in der von den N. N. Trigeminus und Facialis innervierten Muskulatur der Knochenfische. ibid. 7. Bd. Nr. 7.

— (1913). Über die Zwichensehnen oder Myocommata in dem Musculus Protractor hyoidei der Knochenfische, ibid. 10. Bd. Nr. 7.

Stannius, H. (1854). Zootomie der Fische. in: Handb. Anat. Wirbeltiere. Berlin. 2. Aufl. 1. Heft.

Vetter, B. (1874). Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. 1. Teil. in: Jena. Zeit. Nat. 8. Bd., S. 405.

— (1878). Idem. 2. Teil. ibid. 12. Bd., S. 431.

Neues Bücher-Verzeichnis von R. Friedländer & Sohn in Berlin N.W. 6.

Nr. 477. Abteilung VII:

# ICHTHYOLOGIE

(Pisces recentes et fossiles. Ars Piscatoria).

82 Seiten mit ca. 3500 Büchertiteln.

**Zusendung gratis und franko.**

---

Von uns ist zu beziehen:

## O. v. LINSTOW

### Die Fortpflanzungsgeschichte der Aale.

Mit 5 Figuren im Text.

Sonderdruck aus Zeitschrift für Naturwissenschaften, 1900.

14 Seiten in 8.

**Preis Mark 0,80.**

Bietet die neuesten Forschungen und Entdeckungen über die Entwicklung des Aals mit guten Abbildungen der unter den Namen Leptocephalus brevirostris beschriebenen Larve.

---

R. FRIEDLÄNDER & SOHN in BERLIN N.W. 6.

---

Zu ermäßigten Preisen zu beziehen:

## A. STUHLMANN

### Zur Kenntnis des Ovariums der Aalmutter

(Zoarces viviparus (Cuv.)

1887. 4. 48 Seiten mit 4 Tafeln, zum Teil farbig.

**Ladenpreis 5 Mark.**

**Ermäßigter Preis M. 1,50.**

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

22. Band, Nr. 5.

**Gustav Stiasny,** Zur Kenntnis der postlarvalen Entwicklung von Zeus pungio C. V.

pag. 163—174. Mit 1 Figur im Text und Tafel 3.

Smithsonian Institution
APR 1 1915
National Museum

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1914.

*Ausgegeben den 12. November 1914.*

# Zur Kenntnis der postlarvalen Entwicklung von Zeus pungio C. V.

Von

Dr. **Gustav Stiasny.**

Mit 1 Textfigur und Tafel 3.

Über die Entwicklung der *Zeiden* ist noch sehr wenig bekannt, auch über die Laichzeit dieser Fischgruppe liegen nur wenige zuverlässige Angaben vor. Dieselben betreffen fast ausnahmslos die Species *Zeus faber* L. Ehrenbaum führt in seiner Zusammenstellung im »Nordischen Plankton« (1909) die einzige Arbeit von Fulton (98) an, welche über Ovarialeier von *Zeus faber* L. handelt und bezeichnet einige diesbezügliche Angaben von Holt[1] als irrtümlich auf *Zeus faber* bezogen. Auf Grund einer dort zitierten Mitteilung von Cunningham nimmt Ehrenbaum an, daß der Fisch »im englischen Kanal und in der südlichen Nordsee im Juni-August laicht«. Auch Graeffe (88) gibt als Laichzeit für die Adria »Sommer, August« an. Byrne (02) erörtert in einer kurzen Notiz in »Biometrica« die Zahl und Anordnung der Knochenplatten an der **Basis** der dorsalen und analen Flossen beim Jungfisch von *Zeus faber* und macht auf die interessante Tatsache aufmerksam, daß nur in verhältnismäßig wenig Fällen die Knochenplatten der rechten und linken Körperseite symmetrisch angeordnet sind. Johannes Schmidt (08) bildet ab und beschreibt vier sehr interessante postlarvale Jugendstadien von *Zeus faber L.* von $7^3/_4$, $8^1/_3$, $10^1/_2$ und 19 mm Länge. Dieselben stammen aus dem englischen Kanal und wurden von dem Autor auf dem dänischen Forschungsschiff »Thor« Mitte September 1906 gefischt. Schmidt schließt aus der Größe der gefischten Stadien, daß die Laichzeit in den Sommer fallen müsse. Die geschilderten Stadien wurden pelagisch innerhalb einer Tiefe von 200 m gefischt; an denselben kann man sehr schön den Beginn der Pigmentstreifen beobachten. Das älteste dargestellte Stadium hat 19 mm Länge, ist also etwas kürzer, als der jüngste von mir gefundene Jungfisch,

[1] Ann. Mus. Hist. Nat., Marseille. Vol. 5. 2. 1899.

so daß meine im folgenden mitgeteilten Angaben, obwohl sie sich auf *Zeus pungio* beziehen, eine direkte Fortsetzung und Ergänzung der Schmidtschen bilden. Lo Bianco (09) erwähnt in seinen vortrefflichen »Notizie biologiche« von *Zeus faber*, daß er in den Monaten Oktober, dann im März und Mai Geschlechtsprodukte »più o meno maturi« gefunden habe und berichtet von der häufigen Auffindung von $2^1/_2$—5 cm langen Jugendstadien. Ein einziges Exemplar von 10 mm Länge wurde erbeutet, Lo Bianco beschreibt dasselbe jedoch unter Hinweis auf die Arbeit von Johs. Schmidt (08) nicht näher. In seiner großen Monographie über die japanischen Knochenfische beschreibt V. Franz (10) einen Jungfisch des nahe verwandten *Zeus japonicus*. Ein Exemplar von 3,6 cm Länge »zeichnet sich durch eine sehr hübsche Pigmentierung aus. Der sehr schöne Ocellus liegt in einer schön geschwungenen Linienzeichnung, die einer horizontal liegenden, über Kopf und Körper sich erstreckenden Lyra gleicht«. Weitere Mitteilungen stammen von A. E. Hefford (8); dieselben betreffen aber lediglich Ovarialeier von *Zeus faber*. Das sind, soweit ich feststellen konnte, die zurzeit vorliegenden Angaben aus der Literatur über die Entwicklung der Zeiden.

---

Es ist mir nun gelungen, im Laufe des Winters 1910/11 eine Reihe von postlarvalen Entwicklungsstadien von *Zeus* in der »Minutaglia« des Fischmarktes von Triest zu finden. Wie bereits in meiner zweiten Mitteilung über vorgeschrittene Entwicklungsstadien von *Lophius piscatorius* (13) näher ausgeführt, versteht man unter »Minutaglia« auf dem Triester Platze hauptsächlich die massenhaft gefischten Jungfische der verschiedenen Fischarten, die ohne weitere Sortierung in Körben auf dem Fischmarkte feilgeboten werden. Diese Jungfische werden von den Chioggioten in Küstennähe und auch auf hoher See, im ersteren Falle mit dem »Grippo«, in letzterem mit der »cocchria« oder »tartana« gefischt. Unter dieser Minutaglia habe ich die im folgenden näher geschilderten postlarvalen Entwicklungsstadien von *Zeus* gefunden. Es handelt sich dabei mit größter Wahrscheinlichkeit durchaus um benthonische Formen, da die erwähnten Netze sämtlich Grundnetze sind, die den Boden abrasieren.

Bei meinen häufigen Besuchen des Fischmarktes in Triest hatte ich auch vielfach Gelegenheit, die erwachsenen Tiere von *Zeus* zu sehen. Es fiel mir auf, daß ausschließlich *Zeus pungio* C. V. auf den Markt gebracht wurde, und ich kein einziges Mal *Zeus faber* L. zu Gesicht bekam. Dies steht mit den Angaben der Autoren zum Teil in Widerspruch. Graeffe (88) führt in seiner Übersicht der Seetierfauna des Golfes von Triest lediglich *Zeus faber* L. an. Dies ist auch bei Stossich (80) in seinem »Prospetto

della fauna del mar adriatico« der Fall. Carus (81) erwähnt in seinem »Prodromus« lediglich *Z. pungio* C. V. und fügt hinzu: »Adria (Perugia; ex opinione Perugiae *Z. pungio* formam adriaticam speciei refert)«. Ein genaueres Eingehen in die Literatur ergab folgendes:

Cuvier & Valenciennes (28—49) beschreiben zwei mediterrane Species von *Zeus*: *Z. faber* und *pungio*. Auch Günther (61) und Moreau (81) halten beide Species aufrecht und weisen Fundorte im Mittelmeere nach.

Die italienischen Autoren haben sich speziell mit den adriatischen Formen von *Zeus* beschäftigt.

Ninni (78) meint, daß die Unterschiede beider Species nicht ausreichen, um zwei Arten aufzustellen, und empfiehlt Zusammenziehung in eine Art, und zwar *Z. pungio*, und daß, wie immer auch die diesbezügliche Entscheidung falle, die adriatische Form als *Z. pungio* anzusprechen sei.

Perugia (81) ist der Meinung, daß *Zeus pungio* ein Jugendform von *Zeus faber* darstelle, und daß die adriatische Form eher *Z. pungio* entspreche.

Giglioli (80) hat eine große Anzahl mediterraner und speziell adriatischer Exemplare von *Zeus* verglichen und fand eine außerordentliche Variabilität, so daß höchstwahrscheinlich nur eine Form vorliege, und zwar *Zeus faber* L.

Canestrini (81) erwähnt in seinem Verzeichnis der Fische in den italienischen Meeren lediglich *Z. faber* L.

A. Griffini schreibt in seiner Ittiologia Italiana (03) über *Zeus faber*: »Gli individui dell 'adriatico sembrano appartenere ad una varietà avente forme un pò' più allungate, spine più forti e preoperculi dotati da due spine«.

Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen bin ich diesbezüglich zu folgendem Ergebnis gelangt:

Ob nun die beiden Species von *Zeus* noch weiter aufrecht zu erhalten sind oder nicht, ist eine Frage, die ich nicht zu entscheiden vermag, da mir genügendes Vergleichsmaterial von verschiedenen Fundorten nicht zu Gebote steht. Der adriatische *Zeus*, den man auf den Fischmärkten in Triest und Venedig in großer Zahl vorfindet, ist jedenfalls *Zeus pungio* C. V. Ich konnte niemals *Zeus faber* L. finden[1]. Die im folgenden besprochenen Jugendformen gehören daher zu *Zeus pungio* C. V. Überblicken wir (Taf. 3) die vorliegenden 15 postlarvalen Stadien von *Zeus*

[1] Ich bemerke jedoch, daß die adriatische Form von *Zeus pungio* C. V. von der Moreauschen Beschreibung (81) in nicht unwesentlichen Punkten abweicht, worauf ich aber hier nicht näher eingehen möchte.

*pungio C. V.*, die aus einigen hundert Exemplaren ausgewählt wurden, so sind dieselben in zweierlei Hinsicht von Interesse:

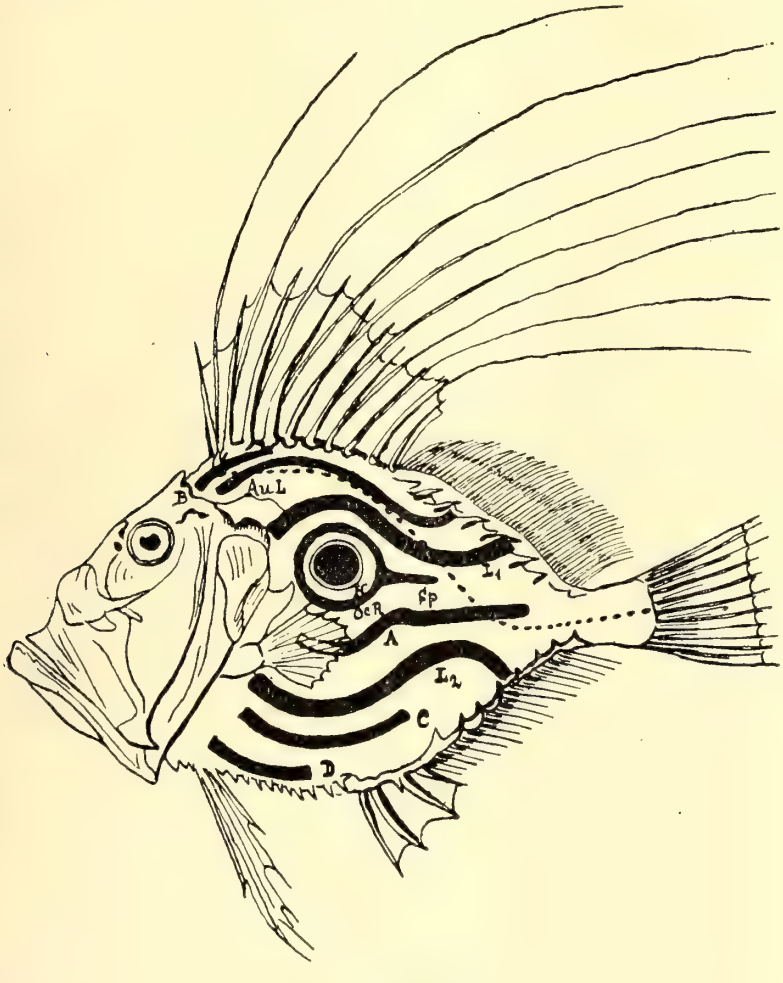
Zunächst läßt sich eine deutliche Veränderung der Körperform mit zunehmender Entwicklung feststellen. Anfangs ist der Körper so ziemlich rhombisch gestaltet, zwischen Höhe und Länge besteht kein wesentlicher Unterschied. Dann aber bleibt die Höhe im Wachstum merklich hinter der stark zunehmenden Länge zurück, der Fisch erscheint immer mehr länglich. Der höchste Punkt des Rumpfes liegt anfangs weit vorn und verschiebt sich immer mehr nach rückwärts.

Die zweite auffallende Erscheinung ist die Pigmentierung. Sie tritt bei den jüngsten Stadien (abgesehen vom Augenfleck) in Form zarter aber doch deutlich wahrnehmbarer Linien auf, wird im Laufe der Entwicklung immer kräftiger, erreicht schließlich einen Höhepunkt (Stad. 5, 6, 7, 11) und wird dann wieder undeutlicher, indem die Pigmentstreifen zu breiten Pigmentbändern werden, deren Grenzen allmählich in einander übergehen. Allerdings gibt es unter den vielen mir vorliegenden Exemplaren auch viele Jungfische, bei denen die Pigmentzeichnung nicht so deutlich ausgeprägt ist, die überhaupt heller, weniger pigmentiert erscheinen (Fig. 8, 9, 10, 14), doch überwiegt die dunkle Pigmentierung in den meisten Fällen. Man kann also für die Jungfische von *Zeus pungio* von einer typischen Pigmentierung durch Streifen sprechen. Bekanntlich ist Querstreifung bei Jungfischen eine sehr verbreitete Erscheinung, ja in vielen Fällen erhält sich dieselbe bis ins spätere Alter. Nach Schmidt besitzen z. B. die jungen Agoniden, Pleuronectiden, *Capros aper*, Jungfische der Gadiden sehr schöne Querstreifung.

Franz (10) führt in der oben erwähnten Arbeit eine große Anzahl von Beispielen, besonders aus der japanischen Fischfauna, dafür an. Auch die Beobachtung, daß gerade in den postlarvalen Stadien die Pigmentierung am stärksten hervortritt, dagegen im Larvenstadium und beim erwachsenen Tier oft sehr schwach ausgebildet ist (Heincke), findet bei *Zeus pungio* eine Bestätigung.

Für diesen Wechsel in der äußeren Färbung läßt sich bei den Zeiden in ganz ungezwungener Weise eine Erklärung aus der im Laufe der Entwicklung sich verändernden Lebensweise und in der Änderung des Aufenthaltsortes finden. Die Zeiden laichen auf den tieferen Schlammgründen der nördlichen Adria. Die Eier, die einen großen Öltropfen enthalten und daher starken Auftrieb erfahren, steigen an die Oberfläche empor. Hier werden sie von dem im Gebiete der nördlichen Adria im Sommer vorherrschenden Scirocco nordwärts, in die Region der algenbewachsenen Küstenbänke getrieben. Mit fortschreitender Entwicklung

wird der Öltropfen verbraucht, die Eier werden schwerer, sinken langsam auf den Grund. Der Jungfisch, der dem Ei entschlüpft, lebt nun geraume Zeit zwischen den Felsblöcken, Steinen und Algen der Küstenregion, wo ihm die Streifung als Schutzfärbung in dem stark durchleuchteten Gebiete gute Dienste leisten mag. Mit zunehmendem Alter sucht der Fisch die schwach beleuchteten oder dunklen Schlammgründe der tieferen Gebiete auf. Hier wäre eine Streifung oder Zeichnung ohne biologische Bedeutung. Es lösen sich die in den postlarvalen Stadien so deutlich hervor-




Textfigur 1.

tretenden und scharf begrenzten Streifen zu einer allgemeinen verschwommenen Pigmentierung des ganzen Körpers auf, ja in vielen Fällen ist der erwachsene Fisch fast völlig unpigmentiert. Zur Besprechung der Pigmentstreifen in den einzelnen Entwicklungsstadien von *Zeus pungio* erweist sich die Einführung einer Bezeichnung der hauptsächlich in die Augen fallenden, wichtigsten Pigmentstreifen als nötig (Textfig. 1). Den auf beiden Seiten in der Mitte liegenden charakteristischen Pigmentfleck, der dem Fisch zu dem Beinamen »Pesce di San Pietro« verholfen hat, nenne ich Augenfleck (Ocellus [Oc]), den diesen umgebenden, von ihm durch einen mehr oder minder hellen Hof (H) getrennten Pigmentring,

der oft einen gegen die Schwanzflosse gerichteten Fortsatz (Sporn [*Sp*]) aufweist, nenne ich Augenfleckring (Ocellarring). Unterhalb desselben ist häufig eine S-förmig gekrümmte Linie, die »*A*«-Linie zu sehen. Dann folgen zwei Linien, eine oberhalb, eine unterhalb des Ocellus, die zusammen eine Leier bilden und zu den auffallendsten, meist am stärksten ausgebildeten Pigmentstreifen zählen — die »leierförmigen Linien« ($L_1$ und $L_2$). Dann folgt oberhalb des Ocellus so ziemlich parallel mit dem oberen Aste ($L_1$) der leierförmigen Linien eine in einem Bogen zur 2. Dorsalis ziehende, in der Nähe des Auges entspringende Linie, die »Augenlinie« (*A* u. *L*). Schließlich oberhalb dieser die mehr oder weniger deutliche kurze »*B*«-Linie, der unterhalb des unteren Astes der leierförmigen Linie eine gleichfalls kurze bogenförmig verlaufende »*C*«-Linie und die fast parallel verlaufende »*D*«-Linie entspricht.

| | | |
|---|---|---|
| Stadium 1. | Länge | 25 mm |
| | Maximalhöhe | 14 mm |
| Distanz von der Schnauzenspitze zur Wurzel der Schwanzflosse | | 18 mm. |

Körperform rhombisch. Höhe verhältnismäßig groß. Höchster Punkt vor der Mitte des Rückens. Die oberen Ränder etwas länger als die unteren. Schnauze kurz, Mundöffnung breit, Augen groß. Ende der Wirbelsäule geradlinig, nicht nach aufwärts gekrümmt. Strahlen der Schwanzflosse verhältnismäßig lang, unpaare Flossen schon deutlich ausgebildet.

Färbung: der Ocellus an den Seiten hat stark ovale Form, ist noch nicht sehr deutlich ausgebildet. Er ist von einem schwach sichtbaren weißlichen Hofe umgeben. Augenfleckring sehr schwach, ohne Fortsatz gegen die Schwanzflosse. Der obere und untere leierförmige Pigmentstreifen ist schwach ausgebildet, dagegen tritt die stark bogenförmige Augenlinie deutlich hervor. *B*- und *C*- Streifen nur ganz leicht angedeutet als leicht gewellte Linie; vordere Rückenflosse und Bauchflossen sind stark schwarz pigmentiert.

| | | |
|---|---|---|
| Stadium 2. | Länge | 26 mm |
| | Höhe | 15 mm |
| | Schnauze—Schwanzflosse | 20 mm. |

Der höchste Punkt des Rückens etwas weiter nach rückwärts verschoben. Die oberen Ränder des Rhombus sind niedriger als die unteren, die rückwärtigen Konturen des Körpers, oben und unten, sind etwas mehr concav nach außen gewölbt, als bei Stadium 1. Die Flossen sind schon mehr ausgebildet als, bei Stadium 1. Auch die Pigmentierung ist eine etwas andre. Ocellus und Hof sehr schwach ausgebildet. Dagegen tritt die obere und

untere leierförmige Linie schon viel deutlicher hervor, deutlich auch die Augenlinie. Starkes Pigment auf Dorsalis 1 und Ventralis. Schwache Pigmentierung an der Basis von Dorsalis II und auch sonst verstreut kleine schwarzbraune Pigmentflecke.

Stadium 3. Länge 29 mm
Höhe 16 mm
Schwanzflosse—Schnauze 22 mm.

Stadium 3 ist um 3 mm länger als Stadium 2, doch hat die Höhe kaum zugenommen. Die Pigmentierung ist eine kräftigere. Am deutlichsten der Augenstreifen. Sonst wie Stadium 2.

Stadium 4. Länge 32 mm
Höhe 18 mm
Schnauze—Schwanzflosse 24 mm.

Ocellus viel größer und schwärzer als bei Stadium 3, ebenso der weiße Hof um denselben. Augenfleckring mit Sporn. *A*-Linie kräftig, ebenso Augenlinie, die jedoch nicht ganz bis zur Wurzel der Dorsalis zieht, sondern im halben bogenförmigen Verlaufe abbricht. Silberglanz an der Bauchseite bereits deutlich wahrnehmbar, bis zum Ocellus reichend. Pigmentierung kräftig an Dorsalis und Ventralis.

Stadium 5 (Schwanzflosse leicht beschädigt).

Länge 40 mm
Höhe 22 mm
Schnauze—Schwanzflosse 31 mm.

Auffallend schön pigmentiertes Exemplar. Ocellus tiefschwarz mit hellem Hof. Augenfleckring schwächer, dagegen *A*-Linie und Augenlinie recht kräftig. Die Pigmentstreifen, besonders die leierförmigen, verlaufen hier nicht zusammenhängend, sondern sind in einzelne wellenförmige Teile zerlegt. *B*-, *C*- und *D*-Linie deutlich. Pigmentierung an der Basis von Dorsalis II und Analis. Im ganzen ist der Körper ziemlich dunkel pigmentiert mit starkem Silberglanz bis zum Augenfleck. Knochenplatten und Dornen an der Basis von Dorsalis und Ventralis schon deutlich ausgebildet.

Stadium 6. Länge 44 mm
Höhe 22 mm
Schnauze—Schwanzflosse 32 mm.

Die Höhe des Körpers bleibt nun im Vergleich zur Länge auffallend im Wachstum zurück. Während der Längenzuwachs gegen Stadium 5 4 mm beträgt, ist die Höhe die gleiche geblieben. Die Pigmentierung ist kräftig und ist ähnlich wie bei dem vorhergehenden Stadium ausgebildet.

Hier tritt noch ein Pigmentstreifen an der Basis der Schwanzflosse von eigenartig verschlungenem Laufe auf. *D*-Linie deutlich. Starker Silberglanz bis zum Ocellus reichend.

| | | |
|---|---|---|
| Stadium 7. | Länge | 47 mm |
| | Höhe | 24 mm |
| | Schnauze—Schwanzflosse | 34 mm. |

Dieser Jungfisch zeigt die Zeichnung in schönster und deutlichster Weise. Die Pigmentstreifen sind nicht verschwommen, sondern scharf voneinander abgesetzt; die zwischen ihnen liegenden Partien recht hell, so daß die Zeichnung um so deutlicher hervortritt. Die Pigmentstreifen sind hier schon ziemlich breit, keine Linie mehr, sondern eher Bänder von tiefbrauner bis schwärzlicher Färbung. Der Ocellus hat in der Mitte einen grauen Fleck. Hof breit, ziemlich hell. Augenfleckring mit deutlichem Sporn. *A*-Linie kräftig, bis zur Schwanzflossenwurzel ziehend; oberhalb derselben, als Verlängerung des »Sporns« eine leicht gebogene parallel verlaufende Linie, die auch zur Wurzel der Schwanzflosse zieht. Leierförmige Linien typisch, die obere vielleicht etwas stärker als sonst gewunden. Augenlinie sehr deutlich, ebenso *B*- und *C*-Linie, auch *D*-Linie gut wahrnehmbar. Die Pigmentbänder erstrecken sich hier bis auf den Kopf. Schwacher Silberglanz.

| | | |
|---|---|---|
| Stadium 8. | Länge | 47 mm |
| | Höhe | 25 mm |
| | Schnauze—Schwanzflosse | 34 mm. |

Dieses mit Stadium 9 in der Größe übereinstimmende Exemplar weist in der Pigmentierung große Unterschiede auf. Vor allem erscheint der Jungfisch schon auf den ersten Blick fast durchscheinend, transparaent, gelblich im Grundton. Der Ocellus längs oval, nach unten zu verschwommen und unscharf. Augenfleckring nur oberhalb des Ocellus deutlich, Sporn vorhanden. Spuren der *A*-Linie, dagegen ein dunkler Streifen als Fortsetzung derselben bis zur Wurzel der Schwanzflosse. Die übrigen Linien unscharf, besonders auf der Bauchseite. Kein Silberglanz.

| | | |
|---|---|---|
| Stadium 9. | Länge | 50 mm |
| | Höhe | 25 mm |
| | Schnauze—Schwanzspitze | 37 mm. |

Auffallend schwach pigmentiertes Exemplar, noch weniger Pigment als bei dem vorhergehenden Stadium. Im Vergleich mit Stadium 7 erscheint Stadium 9 geradezu als albinös. Nur der Ocellus ist tiefschwarz und scharf umrandet. Der ihn umgebende Hof sehr hell. Die Pigmentstreifen sind zwar alle vorhanden, jedoch bald stärker, bald schwächer ausgebildet,

so daß sie an manchen Stellen fast gar nicht zu sehen sind. Augenfleckring im oberen Teile deutlich, auf der nicht photographierten Gegenseite ist das Pigment oberhalb des Ocellus im Augenfleckring zu einem ovalen »Patzen« zusammengelaufen. Einzelne verstreute Pigmentflecke an der Basis der Schwanzflosse. Pigment besonders auf Ventralis ant.

Stadium 10. Länge 57 mm
Höhe 24 mm
Schnauze—Schwanzspitze 39 mm.

Bei diesem Jungfisch, der auch nur wenig Pigment zeigt, ist die Pigmentierung nicht so stark reduziert wie bei Stadium 9. Hier sind der Ocellus und alle Pigmentstreifen der vorderen Körperregion schwach ausgebildet, während die hinteren Körperpartien ziemlich deutliche Pigmentstreifen zeigen, besonders deutlich die rückwärtigen Teile der leierförmigen Linien.

Stadium 11. Länge 61 mm
Höhe 30 mm
Schnauze—Schwanzspitze 49 mm.

Dieser Jungfisch ist in der Photographie stark verkleinert. Auch dieses Exemplar zeigt die Pigmentierung in prachtvoller Weise. Augenfleck mit grauem Innern und tiefschwarzem Rande. Hof breit, aber nicht hell. Augenfleckring mit kräftigem Sporn, der hier fast bis zur Schwanzflossenwurzel zieht. Parallel zu demselben eine sonst nur selten beobachtete Pigmentlinie. Alle übrigen Pigmentstreifen in typischer Weise ausgebildet. Die Streifen sind auch auf dem Kopfe zu sehen.

Stadium 12. Länge 69 mm
Höhe 31 mm
Schnauze—Schwanzspitze 55 mm.

Bei diesem mehr bräunlich gelben Jungfisch fällt auf, daß die Pigmentbänder sehr breit, nicht scharf abgegrenzt sind, sondern stark verschwommen. Nur jene Pigmentbänder, die oberhalb des Ocellus liegen, sind kräftig, die unteren ganz verwaschen. Sporn fehlt hier, $L_1$ und Augenfleckring sehr gut zu sehen. Schwacher Silberglanz an der Ventralseite.

Stadium 13. Länge 74 mm
Höhe 30 mm
Schnauze—Schwanzspitze 56 mm.

Über diesen Jungfisch kann ich mit wenigen Worten hinweggehen, da über seine Pigmentierung nichts Besonderes zu sagen ist. Sie ist kräftig ausgebildet und geht ganz nach dem Schema. Ocellus tiefschwarz, Hof undeutlich. Im ganzen tritt hier die Tendenz hervor, daß die Streifen

breiter werden. Auch die zwischen ihnen liegenden Partien sind ziemlich dunkel und pigmentiert. Die Schuppen sind bereits deutlich mit freiem Auge zu sehen. Schwacher Silberglanz.

Stadium 14. Länge 95 mm
Höhe 49 mm
Schnauze—Schwanzspitze 72 mm.

Wieder ein mehr albinöses Exemplar von bräunlich-gelber Farbe, interessant dadurch, daß fast gar keine Pigmentstreifen zu sehen sind, auch nicht die leierförmigen Linien und die Augenlinie. Sehr schwach der Ocellus, der Augenfleckring fast gar nicht ausgebildet. Längs der Seitenlinie ein schwacher Pigmentstreif. Vereinzelte Flecken in der Nähe der zweiten Dorsalis markieren die Stelle der *B*-Linie. An der Basis der Caudalis und Analis vereinzelte schwarze Pigmentflecken. Auffallend schwarz gefärbt die Bauchflossen.

Stadium 15. Länge 102 mm
Höhe 52 mm
Schnauze—Schwanzspitze 78 mm.

Bei diesem schon ziemlich großen Exemplar kann man kaum mehr von Pigmentstreifen sprechen, sondern die Streifen sind zu breiten Pigmentbändern geworden, die sich ziemlich undeutlich und verschwommen um den matten Ocellus gruppieren. Es läßt sich zwar noch der Augenfleckring unterscheiden, aber sonst gehen die Pigmentbänder ohne scharfe Kontur in einander über und erzeugen eben die verschwommene allgemeine Pigmentierung, die für den erwachsenen Fisch eigentümlich ist. Zwischen den dunkleren Partien sind noch hellere Stellen von mehr oder minder kreisringartiger Form zu sehen. Dorsalis 1 und besonders Ventralis stark pigmentiert. Schuppen sehr deutlich.

Herrn Dr. Plenk danke ich auch an dieser Stelle bestens für die zeitraubende Anfertigung der gelungenen Photographien. Herrn Antonio Valle vom Museo Civico, Triest, danke ich für einige wertvolle Winke und für die Beschaffung sonst schwer zugänglicher Literatur. Auch Herrn Privatdozent Dr. Mario Stenta danke ich für einige literarische Ratschläge.

# Literatur.

1898. Fulton, J. W., 16th. Annual Rep. Fish. Board Scotland.
1905—1909. Ehrenbaum E., Eier und Larven von Fischen. Nordisches Plankton.
1888. Graeffe, E., Übersicht der Seetierfauna des Golfes von Triest. IV. Pisces. Arb. Zool. Inst. Wien.
1902. Byrne, L. N., On the number and arrangement of the bony plates of the young John Dory. Biometrica. Vol. II.
1908. Schmidt, Johs., On the postlarval stages of the John Dory (*Zeus faber* L.) and some other Acanthopterygian fishes. With one plate. Medd. Komm. Havrundersgelser. Fiskeri. Bind II. København.
1909. Lo Bianco Salvatore, La pesca della »fragaglia« nel golfo di Napoli durante gli anni 1906—1907. Riv. Meus. Pesca. Anno XI.
1910. Franz, Victor, Die japanischen Knochenfische der Sammlungen Haberer und Doflein. in: Beitr. Naturg. Ostasiens. Abh. math.-phys. Kl. K. Bayr. Akad. Wiss. IV. Suppl.
1910. Hefford, A. E., Notes on Teleostean Ova and Larvae observed at Plymouth in Spring and Summer, 1909. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth. (2) Vol. IX. No. 1.
1913. Stiasny, Gustav, Über einige vorgeschrittene Entwicklungsstadien von *Lophius piscatorius*. Arb. Zool. Inst. Wien.
1880. Stossich, Michele, Prospetto della fauna del mare Adriatico. Boll. Soc. Adriat. Sc. Tat. Trieste. Vol. 5.
1881. Carus, J. V., Prodromus faunae mediterraneae.
1828—1849. Cuvier et Valenciennes, Histoire naturelle des poissons.
1861. Günther, A., Catalogue of the Acanthopterygian fishes in the collection of the British Mus.
1881. Moreau, E., Histoire naturelle des poissons de la france. Paris. Tom. II.
1878. Ninni, A. P., Materiali per la fauna Veneta. 3. Zeus.
1881. Perugia, A., Elenco dei Pesci dell'Adriatico. Milano.
1880. Giglioli, E. H., Elenco dei Mammiferi degli Urcelli e dei rettili ittiofagi appertenenti alla fauna italica e Catalogo degli Anfibi e dei pesci italiani. Firenze.
1881. Canestrini, Giovanni, Fauna d' Italia, parte terza. Pesci. Milano.
1903. Griffini, A., Ittiologia Italiana. Milano.

R. FRIEDLÄNDER & SOHN in BERLIN N.W. 6.

In unserem Verlage erschien:

# Grundzüge der mikroskopischen Technik

## für Zoologen und Anatomen

von

A. B. LEE in Baugy-Clarens und PAUL MAYER in Neapel

Vierte Auflage. 1910.

Ein Band von VII und 515 Seiten in-Oktav.

**Preis broschiert 15 Mark, in Leinwand gebunden 16 Mark.**

Nach Verlauf von kaum 3 Jahren wurde die Herstellung einer neuen, 4. Auflage des bewährten Handbuches notwendig. Was aus der Literatur der letzten 4 Jahre wichtig erschien, ist aufgenommen worden; durch stilistische Kürzungen wurde der Raum für die sehr zahlreichen neuen Daten gewonnen, so daß der Umfang des handlichen Bandes nicht gewachsen ist. Dem alphabetischen Register ist, wie immer, besondere Sorgfalt zugewandt worden, desgleichen den zahlreichen Verweisungen im Text.

R. FRIEDLANDER & SOHN in BERLIN N.W. 6, Carlstraße 11.

In unserem Verlage erschien:

## R. BURCKHARDT

### Das Centralnervensystem von Protopterus annectens.

1893. groß-8.

Mit 5 lithographischen Tafeln in groß-4.

**Preis 10 Mark.**

## W. SALENSKY

### Entwicklungsgeschichte des Sterlets (Acipenser ruthenus).

2 Teile.

I. Embryonale Entwicklung. III und 226 Seiten mit 9 lithographischen Tafeln.
II. Postembryonale Entwicklung und Entwicklung der Organe. 319 Seiten mit 10 lithographischen Tafeln.

Text in russischer Sprache.

1878—80. groß-8.

**Preis 20 Mark.**

## F. S. LEUCKART

### Untersuchungen über die äußeren Kiemen der Embryonen von Rochen und Hayen

1836. 44 Seiten 8 mit 5 lithographischen Tafeln.

**Ladenpreis 4 Mark, ermäßigter Preis M. 1,50.**

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

22. Band, Nr. 6.

**J. Moldovan,** Abhängigkeit der Giftwirkung von der Stoffwechseleigenart und der Stoffwechselintensität der Zelle.
Atoxyluntersuchungen an Seeigeleiern.
pag. 175—190.

Smithsonian Institution
APR 1 1915
National Museum.

BERLIN.
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1914.

*Ausgegeben den 12. November 1914.*

# Abhängigkeit der Giftwirkung von der Stoffwechseleigenart und der Stoffwechselintensität der Zelle.

## Atoxyluntersuchungen an Seeigeleiern.

Von

Dr. **J. Moldovan** (Wien).

---

In früheren Untersuchungen über die Wirkungsart des Atoxyls, Salvarsans und des Menschenserums bei der experimentellen Naganainfektion konnte gezeigt werden, daß diese in vitro unwirksamen Agentien im infizierten Organismus eine von der Stoffwechselintensität der Parasiten abhängige, direkte Wirkung entfalten. Es handelt sich um Mittel, die als solche für die Parasiten indifferent, erst umgewandelt, reduziert werden müssen, um das trypanocide Prinzip entstehen zu lassen. In vitro nun ist der Stoffwechsel der Parasiten so weit reduziert, daß sie jene für die Giftbildung notwendige Reduktionskraft nicht besitzen, das Mittel bleibt für sie indifferent. Im Tierkörper beginnen sie sich im zusagenden Milieu lebhaft zu vermehren, sie werden infolge des gesteigerten Stoffwechsels befähigt, aus dem aufgenommenen indifferenten Mittel das sie tötende Gift zu bilden. Die Empfindlichkeit der Parasiten steigt also mit der Zunahme ihres Stoffwechsels, es besteht eine direkte Abhängigkeit der Wirkungsstärke von der Stoffwechselintensität der Parasiten. Der Parasitotropismus des chemotherapeutischen Agens ist demnach hier nicht allein durch die Konstitution desselben und den Grad seiner Organotropie bestimmt, er ist im wesentlichen auch eine Funktion der Vitalität der Erreger selbst. Er kann also unter sonst gleichen Bedingungen, je nach dem Zustande der Infektion, je nach der Vermehrungs- bzw. Stoffwechselintensität der Erreger variieren.

Wenn früher stets die Beweglichkeit der Parasiten als Maßstab ihrer Vitalität angesehen wurde, schien kein Einwand dagegen vorzuliegen, ein in vitro lebhaft bewegliches Trypanosom bezüglich seines Verhaltens

dem Atoxyl gegenüber jenen gleichzustellen, die sich in vivo lebhaft vermehren. Es schien dies um so gleichgültiger zu sein, als man eine Intervention der Parasiten selbst bei der Heilwirkung kaum in Betracht zog, man ließ sie sich vollkommen passiv verhalten, wie etwa Bakterien bei der gewöhnlichen, grobchemischen Desinfektionswirkung. Um also den Widerspruch zwischen der Wirkungslosigkeit des Atoxyls in vitro und seinem Heileffekt in vivo zu erklären, mußte man eine besondere Intervention des Organismus bei der Umwandlung des Mittels, oder eine Mobilisierung besonderer Schutzstoffe supponieren.

Nimmt man jedoch die direkte Abhängigkeit der Wirkungsstärke von der Stoffwechselintensität der Parasiten an, so erscheint es selbstverständlich, daß eine Differenz bestehen muß zwischen den geschädigten, progressiv dem Tode entgegengehenden Vitrotrypanosomen und dem im Tiere lebhaft wuchernden Erregern. Die Intervention des Organismus ist also im Wesen nur insofern Bedingung der Wirkung, als derselbe eine Vermehrung der Parasiten, eine Stoffwechselsteigerung derselben ermöglicht.

Es wurden Trypanosomen, die bekanntlich in vitro selbst durch hohe Atoxylkonzentrationen nicht geschädigt werden, in für Eiweiß absolut undurchlässige Collodiumsäckchen gebracht und in die Bauchhöhle von Ratten versenkt. Es ließ sich feststellen, daß unter diesen Verhältnissen bald eine lebhafte Vermehrung der Parasiten statthat. Wurde nun Atoxyl subcutan oder intraperitoneal injiziert, so kam es bald zur Abtötung und zum Verschwinden der Trypanosomen innerhalb der Säckchen, obwohl ein Durchtreten von Phagocyten oder von anderen Schutzstoffen des Organismus ausgeschlossen war. In einer anderen Versuchsreihe wurde Atoxyl zu den Trypanosomen in die Säckchen verfüllt, welche wieder Ratten in die Bauchhöhle gebracht wurden. Gleichzeitig wurden aber auch ins freie Peritoneum, außerhalb der Säckchen Trypanosomen injiziert. Das Resultat war, daß nur die Parasiten in den Säckchen abgetötet wurden, während die freien Trypanosomen vollkommen unbeeinflußt blieben. Hier konnte die Aktion des Atoxyls nicht anders als eine direkte sein. Die einzige Differenz gegenüber der erfolglosen Versuchsanordnung in vitro bestand darin, daß sich die Trypanosomen innerhalb der Collodiumsäckchen vermehrten, und war es selbstverständlich, in diesem Umstande die Ursache der Atoxylwirkung zu suchen, um so mehr, als sich in besonderen Experimenten zeigen ließ, daß die Infektion um so leichter, d. i. mit um so geringeren Atoxylmengen zu heilen war, je lebhafter die Vermehrung der Parasiten zur Zeit der Einspritzung erschien. Es blieb nur unentschieden, ob die Teilung als solche oder die sie begleitende

oder verursachende Stoffwechselsteigerung für die Atoxylwirkung verantwortlich zu machen ist. Es war daher wünschenswert, die Versuche an einem Material fortzuführen, daß die Scheidung jener zwei Probleme ermöglichte und bestimmtere Anhaltspunkte über die Stoffwechselverhältnisse des Zellsubstrates geben konnte.

Während eines kurzen Aufenthaltes in der Zoologischen Station in Neapel suchte ich jene Fragen an Seeigeleiern (von *Strongylocentrotus lividus*) zu entscheiden. Die erste Voraussetzung war, daß zwischen befruchteten und unbefruchteten Eiern, also zwischen einer tätigen, in Teilung begriffenen und einer ruhenden Zelle, eine Differenz in der Stoffwechselintensität bestehen müsse, vergleichbar dem Unterschied zwischen einem Vitrotrypanosom und dem sich im Tierkörper vermehrenden Flagellaten.

Bevor ich auf die einzelnen Fragestellungen eingehe, wird es vielleicht notwendig sein, die Details des Befruchtungsvorganges und der Weiterentwicklung der Seeigeleier kurz zu skizzieren und die in Betracht kommenden Ergebnisse anderer Autoren zu erwähnen.

Werden die Eier erwachsener Weibchen von *Strongylocentrotus lividus* mit frischem, reifem Sperma in flachen Glasschalen in dünner Seewasserschichte zusammengebracht, so erfolgt in wenigen Sekunden die Befruchtung aller Eier und unmittelbar darauf die Bildung der Befruchtungsmembran. Nach etwa 60 Min. beginnt bei allen Eiern gleichzeitig die Kernteilung, die nach etwa 15 Minuten zur Bildung der ersten zwei Furchungszellen führt. 30 Minuten später ist das Vierzellstadium erreicht, und in anscheinend beschleunigtem Tempo folgen nun 8, 16 und 32 Zellstadium. Nach im ganzen 5—6 Stunden beginnt die Morula durch Differenzierung eines Hohlraumes zur Blastula zu werden, die nach weiteren 2—3 Stunden Beweglichkeit erreicht. Die Differenzierung der Gastrula kann schon nach 12 Stunden beginnen, sie ist nach 24 Stunden immer vollendet, die ersten Plutei wurden nach 48 Stunden beobachtet. Es muß hervorgehoben werden, daß unter normalen und gleichartigen Verhältnissen und Ansetzen selbst vieler Proben, nicht bloß innerhalb derselben Probe, sondern auch bei dem Vergleich derselben untereinander, die Eier stets alle gleichzeitig mit nahezu mathematischer Genauigkeit die einzelnen Entwicklungsphasen mitmachen.

Wie Loeb festgestellt hat, geht die Befruchtung selbst auch bei Abwesenheit von Sauerstoff vor sich, für die Weiterentwicklung der Eier ist derselbe jedoch unbedingtes Erfordernis. Die Furchung unterbleibt also gänzlich, wenn der Sauerstoff aus dem Seewasser entfernt, oder wenn Cyankalium zusgeetzt wird. Loeb fand, daß $^1/_2$ cm$^3$ einer $^1/_{20}$% Kaliumcyanidlösung zu 50 cm$^3$ Seewasser genügt, um die Wirkung des Spermato-

zoons im befruchteten Seeigelei fast sofort zum Stillstand zu bringen. Die Eier werden dadurch nicht abgetötet, denn noch nach 24 Stunden in normales Seewasser zurückgebracht, zeigen sie eine allerdings verzögerte und unvollkommene Weiterentwicklung. Unbefruchtete Seeigeleier können sich dagegen selbst nach zweitägigem Verweilen in Kaliumcyanidseewasser nach vollkommen normal weiter entwickeln. Auch in anderen Versuchen ließ sich eine höhere Empfindlichkeit der befruchteten Eier feststellen. So zeigte es sich, daß hypertonische Neutralsalzlösungen für das sich furchende Ei schädlich sind, während sie für das unbefruchtete relativ indifferent bleiben. Genau das gleiche ließ sich für eine hyperalkalische Kochsalzlösung nachweisen. Bringt man befruchtete und unbefruchtete Eier des Seeigels in eine Mischung von 50 $cm^3$ $\frac{n}{2}$ NaCl und 1 $cm^3$ $\frac{n}{10}$ NaOH, so gehen die befruchteten Eier viel rascher zugrunde. Auch eine dem Meerwasser annähernd isosmotische Chlornatriumlösung (und die Lösung jedes anderen Neutralsalzes) erwies sich viel giftiger für die befruchteten als für die unbefruchteten Eier. Die schädliche Wirkung hypertonischer oder hyperalkalischer Lösungen auf befruchtete Seeigeleier kann durch Zufügen einer Spur von Cyankalium oder durch Entfernung des Sauerstoffs paralysiert werden. Die Erklärung für die einzelnen angeführten Beobachtungen ist wohl eine verschiedene, sie haben jedoch nach Loeb insoferne eine einheitliche Ursache, als es die Beschleunigung der Zellreaktionen ist, die Erhöhung des Stoffwechsels, welche die erhöhte Empfindlichkeit befruchteter Eier bedingt. Und unter diesen Zellreaktionen sollen es im wesentlichen die Oxydationsprozesse sein, die durch die Befruchtung eine Steigerung erfahren. Warburg hat dann tatsächlich den Nachweis erbracht, daß der Sauerstoffverbrauch der Seeigeleier nach der Befruchtung auf das 6—7fache steigt.

Während also die Stoffwechseldifferenz zwischen den Vitrotrypanosomen und den sich im infizierten Tier vermehrenden Parasiten nur als selbstverständlich angenommen werden konnte, und ihr Grad allein nach der Vermehrungsintensität der letzteren beurteilt werden mußte, finden wir die auch zwischen ruhenden unbefruchteten, und sich teilenden, befruchteten Seeigeleiern bestehende Stoffwechseldifferenz nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ genauer definiert; es handelt sich zunächst im wesentlichen um eine bedeutende Steigerung der Oxydationsprozesse, demnach auch um eine Zunahme des Sauerstoffbedürfnisses der Zellen.

Es zeigen also die oben angeführten Beobachtungen nicht bloß die Eignung der Seeigeleier für meine beabsichtigten Versuche, sie bilden auch eine willkommene Stütze für die Schlußfolgerungen, die ich aus meinen

Trypanosomenexperimenten gezogen und welche die Bedeutung der Stoffwechselintensität der Parasiten für den chemotherapeutischen Effekt zum ersten Male erwiesen. Es läßt sich jetzt schon der allgemeine Schluß ziehen, der vielleicht ein pharmakodynamisches Gesetz in sich birgt, daß eine tätige, durch den rascheren Ablauf ihrer Reaktionen charakterisierte Zelle bestimmten chemischen Einflüssen gegenüber empfindlicher ist, als eine ruhende, und daß eine direkte Abhängigkeit der Giftwirkung von der Stoffwechselintensität der Zelle besteht. Voraussetzung ist natürlich, daß es sich nicht um grob chemische oder physikalische Einwirkungen handelt, denen gegenüber sich die Zelle vollkommen passiv verhält.

Bestand jedoch die wesentliche Differenz zwischen unbefruchteten und befruchteten Eiern in der Steigerung der Oxydationsprozesse in den letzteren, in einer Zunahme des Sauerstoffbedürfnisses, so war damit schon die Art des Mittels, das zur Einwirkung gelangen sollte, vorgeschrieben. Es mußte, an sich indifferent, durch einen Reduktionsprozeß leicht in das giftige Produkt überzuführen sein. Diesen Forderungen entspricht bekanntlich das Atoxyl.

## Eigene Versuche.

Für meine Untersuchungen verwendete ich ausschließlich die Geschlechtszellen von *Strongylocentrotus lividus*, und zwar zunächst nur von erwachsenen, großen Tieren. Die Eier wurden für jeden Versuch frisch entnommen, möglichst rein in Seewasser gebracht, das dann in dünner Schichte in flache Glasschalen gegossen wurde. Um möglichst günstige Atmungsbedingungen zu schaffen, war die Zahl der Eier eine niedrige, die Wasserschichte nur 5—7 mm hoch und wurden die Schalen nur lose zugedeckt. Zur Befruchtung diente stets frisches Sperma. Die befruchteten Eier nahmen unter normalen Verhältnissen stets genau denselben Entwicklungsgang, wie ich ihn früher kurz skizziert.

Das Atoxyl ist direkt in Seewasser gebracht fast unlöslich. Aus einer 10% Stammlösung in destilliertem Wasser lassen sich jedoch mit Seewasser Verdünnungen anfertigen, in denen das Atoxyl in Lösung bleibt, ohne daß die Salzkonzentration eine für die Entwicklung der Eier nachteilige Änderung erfährt. Die Stammlösung mit dest. Wasser ist nur wenige Tage haltbar, und noch viel rascher geht die Wirksamkeit der Seewasserverdünnungen verloren.

Zunächst wurde geprüft, ob und in welcher Konzentration das Atoxyl auf unbefruchtete Eier giftig wirkt.

Frisch entnommene Eier wurden unter völlig gleichen Bedingungen mit Atoxyl in verschiedener Konzentration durch 24 Stunden behandelt.

Eine Probe ohne Atoxyl diente als Kontrolle. Die Atoxylkonzentrationen waren 1 : 500, 1 : 1000, 1 : 5000 und 1 : 10000. Nach 24 Stunden wurden alle Proben mikroskopiert und zeigten keinerlei wahrnehmbare Schädigung gegenüber der Kontrolle. Hierauf wurden die Eier der einzelnen Proben je in frisches Seewasser übertragen und mit dem gleichen frischen Sperma befruchtet.

Die fortlaufende Kontrolle der Weiterentwicklung ließ eine Differenz gegenüber der Kontrolle überhaupt nicht wahrnehmen. In allen Proben ging die Furchung in einem gleichmäßig verzögerten Tempo vor sich, und war das Pluteusstadium nach 48 Stunden erreicht.

Das Atoxyl übt demnach auf unbefruchtete Seeigeleier keine schädliche Wirkung aus.

In einem zweiten Versuch sollte entschieden werden, ob die Befruchtung selbst durch Atoxyl beeinflußt wird. Es wurden Eier in Atoxyllösungen verschiedener Konzentration suspendiert und hierauf befruchtet. Das Eindringen der Spermatozoen und die Bildung der Befruchtungsmembran erfolgte genau in derselben Weise, wie in den Kontrollen ohne Atoxyl.

Der dritte Versuch sollte darüber Aufschluß geben, wie sich befruchtete Eier dem Atoxyl gegenüber verhalten. Es wurde zunächst nur eine Atoxylkonzentration verwendet, und zwar 1 : 2000. In dieser wurden frische Eier suspendiert und gleichzeitig mit einer normalen Kontrolle befruchtet. In einer zweiten Kontrolle wurden die Eier durch 24 Stunden in der Atoxyllösung belassen und dann erst befruchtet.

I = unbefruchtete Eier in Atoxyl 1 : 2000.
II = befruchtete Eier in Atoxyl 1 : 2000.
III = befruchtete Eier in normalem Seewasser.

| | | | I | II | III |
|---|---|---|---|---|---|
| Nach | 1 | Minute | unverändert. | Membranbildung | Membranbld. |
| » | 1 | Stunde | » | größtenteils unverändert, bei einzelnen Beginn einer unregelmäßigen Zweiteilung. | bei allen Beginn der Zweiteilung. |
| » | 1¼ | Stunden | » | größtenteils unverändert, einzelne im 2 Zellstadium, wobei jedoch die zwei Tochterzellen oft in Größe und Form voneinander abweichen. | alle Eier im 2 Zellst. |
| » | 1¾ | » | » | zum Teil ungeteilt mit Zerfallserscheinungen, zum Teil im 2 Zellstadium von unregelmäßiger Form und Größe. | alle Eier im 4 Zellst. |

| | I | II | III |
|---|---|---|---|
| Nach 3 | Stunden unverändert. | zum Teil zerfallen, zum Teil in atypischem 2, 4, 8 Zellstadium. | alle Eier im 16 Zellst. |
| » $4^3/_4$ | » » | zum Teil zerfallen, zum Teil in allen Entwicklungsstadien bis zur Morula. Viele atypische Formen. | Morulae. |
| » $6^3/_4$ | » » | wie oben. | Blastulae. |
| » 9 | » » | wie oben, zum Teil bewegliche Blastulae. | bew. Blastulae. |
| » 24 | » Befruchtung. | zum Teil Gastrulae. | Gastrulae. |
| » 48 | » Gastrulae. | Plutei. | Plutei. |

Aus dem Versuch geht zunächst hervor, daß Atoxyl in der Konzentration 1 : 2000 im Gegensatz zu seiner Wirkungslosigkeit auf unbefruchtete Seeigeleier einen deutlichen schädlichen Einfluß auf befruchtete Eier ausübt, jedoch erstreckt sich diese Wirkung nicht auf alle Zellen gleichartig. Ein Teil derselben kommt, abgesehen von der Bildung der Befruchtungsmembran überhaupt nicht weiter zur Entwicklung und zerfällt, ein zweiter Teil macht die Furchung in verzögerter und unregelmäßiger Art mit, um in verschiedenen Stadien derselben abzusterben, der Rest erreicht verzögert das Ende der unter den gegebenen Verhältnissen möglichen Entwicklung, das Pluteusstadium. Es ist demnach eine weitgehende Differenz zwischen den einzelnen Zellen erkennbar, die ihre Ursache nicht in einer verschiedenen Teilungsenergie haben kann, denn diese ist ja, wie aus den normalen Kontrollen hervorgeht, eine von vorneherein allen Eiern in gleichem Ausmaße gegebene Größe. Dieser Unterschied kommt jedoch nicht allein zwischen den einzelnen Eiern zum Ausdruck, auch die einzelnen Furchungszellen desselben Eies zeigen dem Atoxyl gegenüber sehr oft eine verschiedene Resistenz, die schon im Zweizellstadium deutlich werden kann, indem die eine Tochterzelle zerfällt, während sich die zweite weiter entwickelt. Oft sind auch die Furchungszellen desselben Eies verschieden groß und unregelmäßig gestaltet.

Auffallend ist es bei Betrachtung der Tabelle, daß die Schädigung durch das Atoxyl am stärksten in den ersten Stunden seiner Einwirkung ausgesprochen ist, und daß sich später die Unterschiede gegenüber der Kontrolle verwischen. Zerfall von Eiern konnte überhaupt nur in den ersten Stunden nachgewiesen werden. Es konnte dies darauf beruhen, daß sich die resistenteren Individuen im Laufe der Stunden an das Gift gewöhnen und dann den normalen Entwicklungsgang nehmen, oder aber

es konnte diese Beobachtung bei der geringen Haltbarkeit des Atoxyls darin begründet sein, daß dasselbe nach einigen Stunden schon seine Wirksamkeit einbüßte, so daß dann die noch lebensfähigen Eier an der Weiterentwicklung nicht mehr gestört werden. Diese für die Deutung der Versuchsresultate so wichtige Frage suchte ich in der Weise zu entscheiden, daß ich befruchtete Eier in Atoxyl 1 : 2000 suspendierte und nach 6 Stunden die sich noch weiterentwickelnden Zellen in eine frische Atoxyllösung derselben Konzentration brachte. Wäre eine besondere Resistenz oder eine Gewöhnung vorhanden gewesen, so hätten sich die Eier unbeschadet der Erneuerung des Atoxyls weiterentwickeln müssen. Es war jedoch das Gegenteil der Fall, der größte Teil der Eier zerfiel in der frischen Atoxyllösung; die erste Lösung war also unwirksam geworden. Besondere Versuche zeigten, daß das Atoxyl in Meerwasser schon nach 2—4 Stunden seine Wirksamkeit einbüßt.

Durch Erhöhung der Atoxylkonzentration bis auf 1 : 500 ließ sich eine Verstärkung der Wirkung nicht erzielen. Dagegen erlagen schließlich alle Eier der Wirkung, wenn eine selbst sehr geringe Atoxylkonzentration (z. B. 1 : 5000) durch Erneuerung in zweistündigen Intervallen konstant auf derselben Höhe erhalten wurde. Während also Atoxyl 1 : 500, bei der Befruchtung zugefügt, nur einen Teil der Eier zum Zerfall bringt und die überlebenden sich dann weiterentwickeln, vermag eine zehnmal geringere Konzentration eine viel intensivere Wirkung zu erzielen, vorausgesetzt, daß die Kontinuität der Wirkung durch längere Zeit gewahrt bleibt. Die Wirkungsintensität ist demnach — in bestimmten Grenzen — unabhängig von der Konzentration des Mittels, entscheidend ist der Zeitfaktor und die Konstanz der Aktion. Ich werde später auf diese Beobachtung noch zurückkommen.

Ich hatte schon geäußert, daß die Teilungsintensität der Eier wenigstens bis zum Blastulastadium progressiv zuzunehmen schien, obwohl es mir nicht möglich war, hierüber genaue Untersuchungen anzustellen. Um eine etwaige Abhängigkeit der Atoxylwirkung von der Teilungsintensität der Zellen festzustellen, suchte ich in weiteren Versuchen zu entscheiden, ob sich zwischen Eiern verschiedener Teilungsstadien Differenzen in dem Sinne ergeben, daß mit fortschreitender Furchung die Empfindlichkeit gegenüber Atoxyl zunimmt. Es wurden Eier befruchtet und in verschiedenen Stadien der normalen Entwicklung Proben entnommen und in Atoxyl 1 : 500 suspendiert. Die Entwicklung wurde im Vergleich mit normalen Kontrollproben fortlaufend beobachtet.

Ia Eier sofort nach der Befruchtung in Atoxyl gebracht; Ib Kontrolle ohne Atoxyl
IIa » im 4 Zellstadium » » » IIb » » »
IIIa » » Morulastadium » » » IIIb » » »
IVa » » unbewegl. Blastulastad. » » » IVb » » »
Va » » bewegl. » » » » Vb » » »
VIa » » Gastrulastadium » » » VIb » » »

| nach | I | | II | | III | | IV | | V | | VI | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | a | b | a | b | a | b | a | b | a | b | a | b |
| 1¼ h | keine Zellteilung | 2 Zellst. | z. T. 16 Zellst. unregelmäßig | 16 Zellst. | — | — | z. T. in Zerfall | Blastulast. | z. gr. T. unbeweglich, beginnender Zerfall | bew. Blast. | Gastr. Abn. der Beweglichkeit | Gastr. |
| 2 h | z. T. unregelm. Zweizellst. | 8 Zellst. | 8-16-32 Zellstad. unregelm. | Morula | unregelmäßige Blast. | bew. Blast. | » | bew. Blast. | » | » | » | » |
| 4 h | z. T. zerfallend, z. T. im 2-4-8 Morulastad. unregelm. | Morula | z. T. zerfallen, d. Rest wie oben | Blast. | unregelmäßige Blast. z. T. zerfallen | » | z. gr. T. zerfallen | » | alle Eier i. Zerfall begriffen | » | » | » |
| 6 h | » | Blast. | wie oben z. T. Blastula | » | » | » | » | » | » | » | » | » |
| 8 h | einzelne Blast. | bew. Blast. | » | bew. Blast. | z. T. bew. Blast. | » | » | » | alle Eier zerfallen | Gastr. | » | » |
| 24 h | z. T. im Gastrulastad. | Gastr. | z. T. Gastr. | Gastr. | z. T. Gastr. | Gastr. | einzelne Gastr. | Gastr. | — | » | Pluteus | Pluteus |
| 48 h | z. T. Pluteus | Pluteus | z. T. Pluteus | Pluteus | z. T. Pluteus | Pluteus | einzelne Plutei | Pluteus | — | Pluteus | » | » |

Aus diesem Versuche ließe sich der Schluß ziehen, daß tatsächlich die einzelnen Teilungsstadien eine differente Empfindlichkeit dem Atoxyl gegenüber aufweisen, und daß diese ihren Höhepunkt im Blastulastadium erreicht. Dieses Ergebnis wurde auch durch weitere Versuche bestätigt, und schien es zunächst, als ob mit fortschreitender Teilung bis zum Blastulastadium die Empfindlichkeit der Eier zunimmt, um dann im Gastrulastadium wieder zurückzugehen. Es wäre das ein Analogon zu den Ergebnissen bei Trypanosomeninfektion der Mäuse, wo auch mit zunehmender Teilungsintensität der Parasiten die Empfindlichkeit dem Atoxyl gegenüber anstieg. Bei Fortsetzung der Versuche ergaben sich jedoch Unregelmäßigkeiten, die mit jener Progression der Atoxylwirkung nicht in Einklang zu bringen waren. Es wurden einmal schon durch das bei der Be-

fruchtung zugesetzte Atoxyl alle Eier zum Zerfall gebracht, ein andermal blieb die Atoxylwirkung vollkommen aus, obwohl die Teilung der Eier mit genau der gleichen Regelmäßigkeit und dem gleichen Tempo vor sich ging wie früher. Es ließ dies den Gedanken aufkommen, daß nicht die Teilung als solche allein die Atoxylwirkung bestimmt, sondern daß eine weitere Ursache mit im Spiele sein mußte. Diese Ursache wurde in der Atmungsintensität der Eier gefunden.

Werden Seeigeleier in Seewasser suspendiert, so kommt es infolge ihrer Schwere bald zur Sedimentierung. Benützt man hierzu flache Glasschalen, so hat man es in der Hand, eine beliebig hohe Wasserschichte gleichartig über alle Eier entstehen zu lassen. Die Atmung der letzteren wird naturgemäß um so ungestörter sein, je geringer die Zahl derselben und je niedriger die bedeckende Wasserschichte ist. Es zeigte sich nun, daß die Furchung bzw. Weiterentwicklung der Eier in gewissen Grenzen ganz unabhängig ist davon, ob die bedeckende Wasserschichte $^1/_2$, 1 oder $1^1/_2$ cm hoch ist und ganz gleichartig mit derselben Geschwindigkeit und Regelmäßigkeit erfolgt. Die Teilungsintensität ist demnach in bestimmten Grenzen unabhängig von der Atmungsintensität der Eier.

Höhe der Seewasserschichte in cm

| | | | 0,3 | 0,5 | 1,0 | 1,5 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| nach | 1 | Min. | Membran | Membran | Membran | Membran |
| » | $^1/_4$ | Std. | 2 Zellst. | 2 Zellst. | 2 Zellst. | 2 Zellst. |
| » | 2 | » | 8 Zellst. | 8 Zellst. | 8 Zellst. | 8 Zellst. |
| » | 4 | » | Morula | Morula | Morula | Morula |
| » | 6 | » | Blastula | Blastula | Blastula | Blastula |
| » | 10 | » | bew. Blastula | bew. Blastula | bew. Blastula | bew. Blastula |
| » | 24 | » | Gastrula | Gastrula | Gastrula | Gastrula |
| » | 48 | » | Pluteus | Pluteus | Pluteus | Pluteus |

Wäre nun eine direkte Abhängigkeit der Atoxylwirkung von der Teilungsintensität der Eier vorhanden gewesen, so hätte dieselbe trotz Variation der Höhe der Wasserschichte in den oben angeführten Grenzen gleich bleiben müssen. Die hierhergehörigen Versuche führten jedoch genau zu dem entgegengesetzten Resultat. Trotz der Gleichartigkeit der Entwicklung kam die Atoxylwirkung nur dort zustande, wo die Seewasserschichte weniger als 1 cm betrug, sie war um so intensiver, je dünner dieselbe, je lebhafter also die Atmung der Eier war.

Es geht demnach auch aus diesen Experimenten ganz klar die Abhängigkeit der Atoxylwirkung von der Atmungsintensität der befruchteten Eier hervor. Eine Proportionalität zwischen Wirkungs- und Teilungsintensität ließ sich dagegen nicht mit Sicherheit feststellen.

Die Richtigkeit dieser Ergebnisse vorausgesetzt, mußte das Zufügen von Kaliumcyanid zu den befruchteten Seeigeleiern durch Aufhebung der Oxydationen die Atoxylwirkung unmöglich machen.

Die Versuche zur Entscheidung dieser Frage wurden in der Weise angestellt, daß zu eben befruchteten und zu in verschiedenen Stadien der Entwicklung befindlichen Seeigeleiern gleichzeitig mit dem Atoxyl Kaliumcyanid zugesetzt wurde, und zwar 1 $cm^3$ einer $^1/_{20}\%$ Lösung auf 50 $cm^3$ Seewasser. Es ist dies, wie aus den Versuchen von Loeb und von Warburg hervorgeht, jene Konzentration, die ohne die Befruchtung selbst zu verhindern die Furchung sicher aufhebt, ohne die Eier innerhalb von 24 Stunden zu töten. Gleichzeitig erfolgt auch eine Sistierung bzw. weitgehende Reduktion der Oxydationen und wohl auch anderer Partialfunktionen der Zellen. Als Kontrollen dienten Proben mit Atoxyl allein, mit Kaliumcyanid allein und solche, denen weder das eine noch das andere Mittel zugesetzt wurde. Nach Verstreichen von 12—24 Stunden wurden die Proben in Spitzgläsern der Sedimentierung überlassen, die Eier je in normales Seewasser übertragen und ihre Weiterentwicklung kontrolliert. Wie bei allen Versuchsreihen stammten auch hier die Eier von ein und demselben Weibchen. Ich führe im folgenden 2 Versuche an.

## Versuch I.

I Eier, denen kurz vor der Befruchtung Atoxyl (Endkonzentration 1 : 500) und Kaliumcyanid, zugesetzt wurde.
II Eier, denen kurz vor der Befruchtung Atoxyl (1 : 500) allein zugefügt wurde.
III Eier, denen kurz vor der Befruchtung Kaliumcyanid allein zugesetzt wurde.
IV Befruchtete Eier ohne weiteren Zusatz.
Nach 24 Stunden Übertragen der Eiproben je in frisches Seewasser.

| | I | II | III | IV |
|---|---|---|---|---|
| Nach 1 Min. | Membranbild. | Membranbildg. | Membranbild. | Membranbildg. |
| » $1^1/_4$ Std. | keine Weiterentwicklung | » | keine Weiterentwicklung | 2 Zellst. |
| » 2 » | » | vereinz. unregelmäß. 2 Zellst. | » | 8 Zellst. |
| » 4 » | » | z. T. ungeteilt, z. T. unregelm. Furchung im 2, 4 u. 8 Zellst. | » | Morula. |
| » 6 » | » | wie oben, z. T. Morula | » | Blastula |
| » 10 » | » | wie oben, z. T. zerfallen, vereinz. Blastulae | » | bew. Blastula |
| » 24 » | » | wie oben, z. T. bew. Gastrulae | » | Gastrula |

| | | | Übertragen in normales Seewasser | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | I | II | III | IV |
| nach | 2 | Std. | 2 Zellst. | keine Änderung | 2 Zellst. | keine Änderung |
| » | 6 | » | Blastula | » | Blastula | » |
| » | 24 | » | Gastrula | z. T. zerfallen, z. T. in unregelm. Entwicklungsstadien bis zum Pluteus | Gastrula | Pluteus |

## Versuch II.

Es wurden Eier verwendet, die sich 9 Stunden nach der Befruchtung im beweglichen Blastulastadium befanden.

I bewegl. Blastulae und Atoxyl 1 : 500 und Kaliumcyanid.
II » » » Atoxyl 1 : 500.
III » » » Kaliumcyanid.
IV » » , Kontrolle.

| | | | I | II | III | IV |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Nach | 5 | Min. | Bew. sistiert | unverändert | Bew. sistiert | unverändert |
| » | 2 | Std. | » | z. T. zerfallend, Bew. größtent. sistiert | » | bewegl. Blastula |
| » | 8 | » | unverändert | alle Eier im Zerfall begriffen | unverändert | Gastrula |
| » | 24 | » | » | alle Eier zerfallen | » | » |

| | | | Übertragen in normales Seewasser | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | I | II | III | IV |
| nach | 2 | Std. | z. T. bew. Blast. | alle Eier zerfallen | z. T. bew. Blast. | Gastrula |
| » | 24 | » | z. T. Gastrulae | — | z. T. Gastrulae | Plutei |
| » | 48 | » | z. T. Plutei | — | z. T. Plutei | » |

Aus diesen Versuchen I und II ergibt sich, daß das Kaliumcyanid die Atoxylwirkung auf befruchtete Seeigeleier tatsächlich aufhebt.

Nach allen unseren Experimenten halten wir demnach die direkte Abhängigkeit der Atoxylwirkung von der Atmungsintensität der Seeigeleier für erwiesen.

## Schlußfolgerungen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden zu dem Zwecke unternommen, um neue Beweise zu bringen für die Abhängigkeit der Atoxylwirkung von der Stoffwechselintensität der Zelle. Es ließ sich — wie früher an Trypanosomen — an Seeigeleiern zeigen, daß tatsächlich eine solche Abhängigkeit besteht und daß das für unbefruchtete Eier indifferente Mittel auf befruchtete Eier gerade infolge der bei diesen gesteigerten Stoff-

wechsels, speziell der Oxydationen, schädlich wirkt. Wie von den Trypanosomen wird das Atoxyl auch von den in Furchung begriffenen Eiern als solches aufgenommen und in der Zelle mit einer dem Stoffwechsel parallelgehenden Intensität zum Gifte reduziert. Während jedoch bei den Trypanosomen im allgemeinen nur von einer Stoffwechselsteigerung gesprochen werden konnte, beurteilt allein nach der Teilungsintensität der Parasiten, lassen obige Experimente an Seeigeleiern den konkreten auch experimentell gestützten Schluß zu, daß es die von der Teilungsintensität bis zu einem gewissen Grade unabhängige Zunahme der Reduktionskraft, beurteilt nach der Lebhaftigkeit der Oxydationen, ist, welche die Giftwirkung des Atoxyls bedingt. Es ist nicht die Stoffwechselsteigerung im allgemeinen, sondern speziell die Zunahme bestimmter, eng umgrenzbarer Zellreaktionen, welche die Umwandlung des Atoxyls in die giftige Substanz ermöglicht. Wäre die Zunahme der Reduktionskraft der Eizellen oder der Trypanosomen eine geringere, so könnte das Atoxyl nicht in das giftige Produkt umgewandelt werden, es wäre wirkungslos. Darin ist wohl die Ursache zu suchen, daß das Mittel gegen so viele Keimarten unwirksam ist. Wir haben in diesem Gedanken die Möglichkeit der Erklärung einzelner spezifischen Arzneiwirkungen, und wir können sagen, daß zu dem Zustandekommen einer solchen Wirkung zwei Voraussetzungen gegeben sein müssen, 1) ein Mittel, das an sich indifferent, durch einen bestimmten chemischen Prozeß und nur durch diesen in eine hochgiftige Substanz umzuwandeln ist, und 2) eine Zelle, zu deren Eigenart es gehört, unter bestimmten Verhältnissen gerade jenen Umwandlungsprozeß in ausreichendem Maße durchführen zu können, und die für das gebildete Gift empfindlich ist. Das Atoxyl, an sich indifferent, wird durch einen Reduktionsprozeß in das hochgiftige p-Aminophenylarsinoxyd umgewandelt, die Trypanosomenzelle, für letzteres empfindlich, erreicht unter günstigen Verhältnissen jene Reduktionskraft, die für die Umwandlung des Atoxyls notwendig ist. Für die Ermöglichung der Wirkung ist also nur die Steigerung der Reduktionskraft notwendig und — soweit die Zelle empfindlich bleibt — die Steigerung jeder andern Partialfunktion derselben irrelevant. Für jede andere Zelle, welche jene Umwandlung nicht zustande bringen kann, ist das Mittel indifferent. Die Wirkung bleibt, trotz der vorhandenen Reduktionskraft, naturgemäß auch dann aus, wenn diese nicht jenen Grad erreicht, der für die Giftbildung erforderlich ist. Aus diesem Grunde sind Vitrotrypanosomen und unbefruchtete Seeigeleier durch Atoxyl nicht zu beeinflussen. Wir ersehen aus diesen Ausführungen die Bedeutung der Stoffwechseleigenart und der Stoffwechselintensität der Zelle für das Zustandekommen bestimmter Giftwirkungen.

Diese Ergebnisse weisen auf einen neuen Weg hin, auf dem in Zukunft vielleicht spezifische Chemotherapeutika gefunden werden könnten. Ergäbe sich bei dem Studium einer Keimart eine spezifische Zellreaktion von entsprechender Intensität, und ließe man dann auf diesen Keim ein an sich indifferentes Mittel einwirken, das eben auch nur durch jene Zellreaktion in ein keimtötendes Gift umgewandelt wird, so wäre unserer Voraussetzung nach eine spezifische chemotherapeutische Wirkung möglich. Die Stoffwechselverhältnisse der Infektionserreger sind allerdings noch in so geringem Maße studiert, daß ein zielbewußtes Vorgehen noch schwer möglich erscheint. Die große Bedeutung jedoch, die nach unseren Ergebnissen der Stoffwechseleigenart der Zelle bei der chemotherapeutischen Wirkung zukommt, rechtfertigt die Forderung, diese Lücke sobald als möglich auszufüllen.

Aus unseren Ergebnissen lassen sich jedoch noch weitere Schlüsse ziehen. Ist die Atoxylwirkung eine Funktion der Reduktionskraft der Zelle, so ist die Menge des gebildeten Giftes, bestimmt durch die Intensität jener Reaktion und in gewissen Grenzen unabhängig von der Atoxylkonzentration, d. h. man kann über eine bestimmte Konzentration hinaus beliebig hohe Atoxylmengen einwirken lassen, es wird davon unabhängig stets nur so viel Gift gebildet, als der Reduktionskraft der Zelle entspricht. Einen Beweis hierfür sehen wir darin, daß sich die Atoxylwirkung auf befruchtete Seeigeleier durch Erhöhung der Konzentration nicht beliebig steigern läßt, besonders aber darin, daß eine Atoxylkonzentration 1 : 5000 durch längere Zeit (etwa 6 Stunden) konstant wirkend einen viel intensiveren Effekt erzielt, als 1 : 500 kürzer (etwa 2 Stunden) mit den Eiern in Berührung. Dieselbe Erfahrung haben wir bei noch nicht veröffentlichten Trypanosomenexperimenten gemacht. Eine Maus erhielt eine Suspension von Naganatrypanosomen intraperitoneal und gleichzeitig 1 $cm^3$ Atoxyl 1 : 1000 auf demselben Wege. Fortlaufende Prüfung des Peritonealexsudats ließ jede Atoxylwirkung vermissen. Eine zweite Maus erhielt die gleiche Menge der Trypanosomenaufschwemmung in die Bauchhöhle und wurde nun getrachtet durch $^1/_4$stündige i. p. Injektionen geringer Mengen einer Atoxyllösung 1 : 100000 die Konzentration des Mittels annähernd konstant durch 10 Stunden auf dieser Höhe zu erhalten. Nach diesem Zeitraum waren alle Trypanosomen aus der Bauchhöhle verschwunden. Eine Kontrolle, bei welcher die gleiche Zahl der Injektionen, nur statt Atoxyl reine Kochsalzlösung intraperitoneal injiziert wurde, zeigte noch nach 10 Stunden lebhaft bewegliche Parasiten.

Ehrlich ist schon vor langer Zeit auf Erscheinungen gestoßen, die ganz in diesem Sinne sprechen. Es handelte sich im wesentlichen um die

Beobachtung, daß bei verschiedenen Heilstoffen durch Fütterung, wo also die Substanz kontinuierlich dem Organismus beigebracht wird, Heilerfolge erzielt worden sind, wenn intravenöse Injektionen vollkommen versagten. Die Heilwirkung des Parafuchsins bei Fütterung war der subcutanen Wirkung überlegen. Browning machte ähnliche Beobachtungen. Beim Chinin fand Morgenroth, daß die Wirkung bei Fütterungsversuchen jener bei subcutaner Einführung überlegen ist. Er verweist auf den Parallelismus mit neueren Beobachtungen bei der Malariatherapie und -prophylaxe. Morgenroth hat auf die entscheidende Bedeutung dieses zeitlichen Momentes bei der chemotherapeutischen Wirkung ganz besonders hingewiesen (therapeutische Monatshefte 1912). Auf Grund der Ergebnisse seiner Arbeiten mit Halberstädter, Rosenthal, Kaufmann und Gutmann, hat Morgenroth wiederholt betont, daß der Zeitraum, während dessen die Infektionserreger im Blut und in den Organen der Wirkung einer bestimmten, wenn auch niedrigen Konzentration des chemotherapeutischen Agens ausgesetzt sind, von besonderer Bedeutung ist. Diese Beobachtungen stützen sich nicht bloß auf Experimente mit Protozoeninfektionen, auch bei der Chemotherapie der Pneumokokkeninfektion ergaben sich ähnliche Schlüsse. Auch Erfahrungen, die wir selbst bei der Luesbehandlung mit Salvarsan gemacht haben, sprechen in dem gleichen Sinne, und zwar die Überlegenheit der Dauerwirkung nach einer intramuskulären gegenüber selbst oft wiederholter intravenöser Einspritzungen und ferner, daß der Erfolg nach intravenöser Behandlung um so ungünstiger ist, in je längeren Intervallen das Mittel zur Aktion gelangt.

All dies zeigt, daß unsere experimentellen Ergebnisse nur der Ausdruck eines allgemeinen Grundgesetzes der Chemotherapie sind. Die therapeutische Wirkung ist demnach nicht einfach eine Resultante der Konstitution des Mittels und seiner Verteilung, sie wird in noch höherem Grade bestimmt durch die Stoffwechseleigenart und die Stoffwechselintensität der Zelle.

Wie bekannt, ist nun die Stoffwechselintensität der Parasiten selbst im Verlaufe ein und derselben Infektion nicht konstant, sie ist am höchsten in akuten Stadien derselben, bei lebhafter Vermehrung der Parasiten, sie ist reduziert bei Zuständen chronischer Infektion und noch weiter vermindert in Stadien der Latenz. Da ferner ein in lebhafter Vermehrung begriffener Parasit die Umwandlung des Mittels in das keimtötende Gift nicht nur sicherer, sondern auch rascher vollführt, muß die Zeitdauer der konstanten Einwirkung des Mittels um so mehr Berücksichtigung finden, je ungleichartiger der Verlauf der Infektion ist. Es ergeben sich daraus Richtlinien für eine individualisierende Behandlung.

**Zusammenfassung.**

Unbefruchtete Seeigeleier werden durch Atoxyl — gleich den Vitrotrypanosomen — nicht geschädigt.

Befruchtete Seeigeleier werden durch Atoxyl zum Zerfall gebracht, wobei die einzelnen Entwicklungsstadien in ihrer Empfindlichkeit dem Mittel gegenüber nicht gleichartig sind.

Die Intensität der Giftwirkung ist direkt abhängig von der Intensität der Oxydationen im befruchteten Seeigelei.

Die Wirkung des Mittels läßt sich durch Kaliumcyanid paralysieren.

Für die Wirkung des Atoxyls ist die Konzentration desselben bis zu einem gewissen Grade gleichgültig; entscheidend ist die Zeitdauer der Einwirkung.

## Literatur.

Moldovan, Zeitschr. f. Immunitätsf. Bd. 21, S. 481, 1914.

Loeb, J., Biochem. Zeitschr., Bd. 1 und 2, 1906 und: Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. Berlin, Springer, 1909.

Warburg, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 57, S. 1, 1908.

Ehrlich, Berl. klin. Wochenschr., 1907, Heft 9—12.

Browning, Journ. of Pathol. and Bacteriol., 1908, Bd. 12, S. 166.

Morgenroth & Halberstädter, Sitzungsber. der Kgl. preußischen Akad. der Wissensch. Physik.-math. Klasse, 1910, Bd. 38.

Morgenroth & Rosenthal, Zeitschr. f. Hygiene, 1912, Bd. 71.

Morgenroth & Kaufmann, Zeitschr. f. Immunitätsf., 1912, Bd. 15.

Morgenroth & Gutmann, ebenda, S. 625.

## Aus dem Verlage von R. FRIEDLÄNDER & SOHN in Berlin

### Prof. E. HAECKEL

**Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren.**

Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Genera Physophora, Crystallodes, Athorybia und Reflexionen über die Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren im Allgemeinen.

1869. 120 Seiten, Quart, mit 14 lithograph. Tafeln (100 Figuren), von denen 3 koloriert.

**Preis M. 16,—.**

---

### J. S. BOWERBANK

**On the Anatomy and Physiology of the Spongiadae.**

1857—1862. 3 parts. 193 pages, Quarto, with 17 lithograph. plates (384 Figures).

**M. 22,—.**

---

### J. KOREN og D. C. DANIELSSEN

**Nye Alcyonider, Gorgonider og Pennatulider tilhörende Norges Fauna.**

1883. XVI and 38 pages, in Royal-Quarto, with 13 lithograph. plates (248 Figures), 2 of which coloured, boards.

**M. 28,—.**

---

### Prof. W. PREYER

**Die Bewegungen der Seesterne.**

1887. 143 Seiten, Groß-Oktav, mit 1 lithograph. Tafel und 7 Holzschnitten.

**Preis M. 5,—.**


Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

22. Band, Nr. 7.

**Raffaele Issel,** Vita latente per concentrazione dell' acqua (anabiosi osmotica) e biologia delle pozze di scogliera

pag. 191—254. Con 3 Figure nel testo e le Tavole 4 e 5.

FEB

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1914.

*Ausgegeben den 28. November 1914.*

# Vita latente per concentrazione dell' acqua (anabiosi osmotica) e biologia delle pozze di scogliera

per

**Raffaele Issel.**

(Dal laboratorio marino di Quarto dei Mille.)

(Con 3 Figure nel testo e le Tavole 4 e 5.)

I. Indirizzo del lavoro . . . . . 191
II. Biologia delle pozze di scogliera . . . . . 193
1. Condizioni fisiche delle pozze . . . . . 193
2. Come si popolano le pozze . . . . . 198
III. La vita latente per concentrazione dell' acqua . . . . . 208
1. Esperienze sull' azione graduale della concentrazione . . . . . 208
2. Esperienze sull' azione brusca della concentrazione . . . . . 212
3. Esperienze con soluzioni ipotoniche . . . . . 214
4. Interpretazione dei fenomeni e cause che li modificano . . . . . 215
5. Importanza generale dei fenomeni . . . . . 220
IV. Notizie etologiche sugli *Ochtebius* . . . . . 223
V. Conclusioni e riassunto . . . . . 227
VI. Appendice . . . . . 231
VII. Tabella delle osservazioni periodiche . . . . . 232
VIII. Tabella delle esperienze . . . . . 243
IX. Bibliografia . . . . . 253
X. Spiegazione delle tavole . . . . . 254

## I. Indirizzo del lavoro.

La prima idea del presente lavoro mi venne suggerita dai risultati che parecchi naturalisti hanno già conseguito intorno alla biologia delle saline.

I fatti più interessanti dei quali deve tener conto la biologia generale sono senza dubbio tre: presenza di specie confinate in questo ambiente, adattamento di alcune di esse a concentrazioni elevatissime e mutevoli dell' acqua salina; variazioni morfologiche più o meno intimamente connesse alla differenza di concentrazione. Il primo rientra nel problema più generale che si riferisce all' occupazione degli spazi liberi; il secondo offre materia a chi voglia indagare il problema fisiologico dell' adatta-

mento; il terzo è importante per quanto concerne la relazione tra l'ambiente e la variabilità della specie. Un solo animale si può dire ben conosciuto sotto questo punto di vista: l'*Artemia salina* Leach; oggetto d'indagini ripetute e minuziose. Nei lavori dell' Artom (1905, 1907) il lettore troverà, oltre alle conclusioni originali dell' Autore, estese notizie bibliografiche.

Non si conosce molto intorno alla etologia degli animali salini. Va tuttavia ricordata la voluminosa memoria del Ferronnière (1901) sulla fauna sopralitorale della Loira inferiore per quella parte che tratta delle saline. Il Ferronnière stabilisce limiti approssimativi di concentrazione per ciascuna delle specie osservate: una serie abbastanza ricca di Vermi, di Molluschi e di Crostacei. Inoltre mette in relazione i fatti osservati coi dati ottenuti da una serie di esperienze sopra animali (quasi tutti Anellidi policheti) fatti passare da acque di concentrazione differente in acqua soprasalata e viceversa. Trova, fra l'altre cose, che le specie sopralitorali sono più resistenti delle altre (donde l'analogia tra le due facies d'acqua salmastra e d'acqua soprasalata) e verifica influenze riferibili alla statura ed alla condizione fisiologica, nonchè cambiamenti di tropismi in seguito a squilibri bruschi di concentrazione.

Notizie più interessanti si raccolgono nel dominio limitrofo della botanica. In due memorie il Cavara (1902, 1906) si occupa di una Mizoficea, *Microcoleus chtonoplastes* Thur, e di una Cloroficea *Dunaliella salina* (Dun.). Teodoresco, viventi nelle saline di Cagliari. Sebbene questi due organismi abbiano un optimum fisiologico molto diverso (3,6° Baumé per il *Microcoleus*; 10—15° Baumé per la *Dunaliella*) sono suscettibili entrambi di sopportare le più alte concentrazioni senza alterarsi, tuttavia in soluzioni fortemente ipertoniche (*Dunaliella*) od in soluzioni tanto iper-quanto ipotoniche (*Microcoleus*) si trasformano in aplanospore (*Dunaliella*) oppure danno luogo a particolari elementi durevoli, protetti da una membrana (*Microcoleus*). Di più lembi di feltro vegetale, formato da *Microcoleus* e disseccato entro a cumuli di sale, ricominciarono a vegetare ed a moltiplicarsi dopo due anni di vita latente.

Dal punto di vista delle condizioni fisiche le saline hanno molto in comune colle pozze di scogliera, ma presentano tuttavia notevoli differenze. Se consideriamo, a mo' d'esempio, quanto si verifica nelle saline di Cagliari, vediamo che un' ingente massa d'acqua è quivi distribuita in serbatoi separati, ciascuno dei quali ha una concentrazione sua propria. Mentre questa concentrazione può dirsi costante per sei o sette mesi dell' anno, va soggetta ad oscillazioni molto rapide e molto ampie durante i mesi più caldi. Studiando una pozza di scogliera noi vedremo per contro la

stessa, minuscola, raccolta d'acqua presentare variazioni abbastanza cospicue per tutto il corso dell' anno e nei mesi più caldi passare talvolta da densità appena superiori all' acqua piovana alla densità massime; ciò anche nel corso di pochi giorni. Quali particolarità biologiche presenteranno gli animali sottoposti a condizioni tanto precarie?

Poche settimane di periodiche osservazioni nelle pozzanghere avevano sin dal 1912 richiamato la mia attenzione sopra un fenomeno degno di studio; il Copopedo *Harpacticus fulvus* Fischer, appena la densità dell'acqua raggiunge un certo grado, cade in uno stato di morte apparente dal quale può ridestarsi anche dopo un tempo assai lungo e riacquistare attività normale quando l'acqua venga sufficientemente diluita.

Le prime notizie in proposito vennero confidate allo »Zoologischer Anzeiger« sotto forma di nota preventiva (Issel, 1912); nella presente memoria mi son proposto di trattare l'argomento più a fondo. Era naturale che, studiando la biologia degli animali salini, prendessi di mira i fenomeni anabiotici[1] or ora accennati. Si trattava anzitutto di vedere se fossero peculiari all' *Harpacticus*, oppure comuni ad altri organismi; era inoltre necessario di conoscere bene le condizioni in cui si producono onde poter concludere qualche cosa intorno al loro determinismo e paragonarli colle altre forme di vita latente sinora descritte.

D'altra parte non mi pareva opportuno di tralasciare altre indagini sulla etologia e sulla origine delle specie osservate; i risultati che se ne potevano trarre non soltanto potevano acquistare un valore proprio come caratteristiche biologiche dell' ambiente, ma anche contribuire, per quei nessi molteplici che collegano tra di loro i fenomeni vitali, ad una miglior conoscenza della vita latente.

Il presente lavoro fu compiuto in gran parte nel laboratorio marino di Quarto dei Mille; in piccola parte nell' Istituto di Anatomia Comparata della R. Università di Genova.

## II. Biologia delle pozze di scogliera.

### 1. Condizioni fisiche delle pozze.

Le raccolte d'acqua donde ho tratto il materiale di studio si trovano tutte al disopra del livello raggiunto dell' alta marea. Quando non siano disseccate dalla evaporazione conservano dunque il carattere di stagni e non vengono invase dalle onde se non nei periodi di mare mosso ed agitato.

[1] »Anabiosi« termine proposto dal Preyer è più proprio di »letargo« per denotare vita latente in generale; val meglio serbare la parola letargo, usata nella mia nota, al sonno invernale di alcuni Mammiferi.

Se ne incontrano in vari punti del litorale ligure e non v'ha dubbio che ve ne siano in gran numero lungo tutto il bacino Mediterraneo. Muovendo da Genova verso Levante ho notato le prime poco oltre la spiaggia di Sturla. La scogliera è quivi formata di calcare marnoso eocenico e l'acqua salsa abbandonata dalla onde si raccoglie nelle anfrattuosità interposte fra le testate di strati fortemente inclinati e diretti parallelamente alla riva. Le pozze assumono per questo fatto forma molto allungata e quando sono arricchite, oltre che dal mare, anche dai piovaschi autunnali, possono formare una striscia continua di parecchi metri di lunghezza; la evaporazione non tarda poi a frammentare questa striscia in un certo numero di laghetti fra di loro indipendenti.

Nella scogliera prospiciente al piccolo laboratorio di Quarto le pozze occupano depressioni del calcare eocenico e si trovano disseminate ad altezze variabili da un metro a due metri e mezzo sul livello dell' alta marea; hanno forme diverse ed in tempo di forte piena le più piccole non giungono ad un metro di lunghezza; la più grande non supera tre metri.

Anche il conglomerato eocenico accoglie piccoli specchi d'acqua; se ne osservano difatti alla punta della Chiappa, lungo la costa occidentale del promontorio di Portofino.

Si capisce subito come a pari altezza sul livello del mare le probabilità che hanno le pozze di essere inaffiate dallo spruzzo marino o ricoperte dalle onde più alte debbano risultare tutt' altro che uniformi; sarà tanto più facile l'invasione quanto più la scogliera è esposta alla traversia dominante e quanto meno la proteggono altri scogli più avanzati od ostacoli di natura diversa che valgano a smorzare il primo impeto dei marosi.

La caratteristica più importante di queste pozze di scogliera è certamente la concentrazione variabilissima dell' acqua. Infiniti gradi intermedi si osservano tra densità di poco superiori a quella dell' acqua piovana e la densità normale dell' acqua Mediterranea. Non è frequente il caso in cui l'areometro accusi densità 1,00[1] perchè anche se piove a mare calmo è difficile che l'acqua dolce non si mescoli ad un poco d'acqua salsa o salmastra preesistente, oppure non disciolga del sale abbandonato in precedenza dalla evaporazione. D'altra parte l'affluenza di acqua dolce può divenire molto grande se oltre a quella che giunge loro direttamente dalle nubi alcune pozze, come accade a Quarto, ne ricevono dai declivi soprastanti, cagione questa d'intorbidamento se i declivi sono argillosi.

---

[1] Le densità in natura vennero misurate con istrumenti calcolati per una temperatura di 15°; le temperature relative, quando non sono riferite nel testo, si trovano nelle tabelle in fine della memoria.

Le soluzioni adoperate per le esperienze furono preparate alla temperatura di 15°.

È superfluo aggiungere che, mentre l'invasione del mare a ciel sereno reca pura acqua marina, per l'azione combinata delle onde e della pioggia si raccoglie acqua più o meno salmastra a seconda del prevalere di quelle o di questa. Calme prolungate di cielo e di mare han per effetto la evaporazione dell' acqua (tanto più rapida quanto più alta è la temperatura) e la conseguente concentrazione dell' acqua residua che può elevarsi fino al maximum e culminare al completo disseccamento della pozzanghera; a segnare la depressione da questa occupata rimane uno strato più o meno spesso di sale. Per le ragioni poc' anzi accennate, acque pressochè contigue possono avere densità diverse. Così il 27 aprile 1912 la più grande fra le pozzanghere di Quarto misurava alla superficie 1,001 mentre un altra di minori dimensioni e di m. 2,50 (misurati dai rispettivi centri) più vicina al mare misurava 1,033; il 14 giugno le due densità eran diventate rispettivamente 1,015 e 1,045 (temp. 26°). Colla scorta di misure preliminari ho deciso quale delle pozze fosse meglio adatta a periodiche osservazioni; ho prescelto quella più prossima al mare perchè soggetta ad iniziare i periodi di evaporazione con una percentuale notevole di sali disciolti e a raggiunger quindi quelle fasi di elevata concentrazione e di prosciugamento che hanno speciale interesse dal punto di vista biologico. Il prosciugamento è reso possibile anche dal piccolo volume della pozza, che in tempo di piena, misura poco più di un metro e mezzo di lunghezza e anche meno di larghezza con 20—25 centimetri di profondità le sue acque son quasi sempre assai limpide il che agevola l'osservazione e la raccolta di piccoli organismi. Salvo annotazioni in contrario, tutti i dati riuniti nella presente memoria si riferiscono dunque alla pozza sudetta.

Misure metodiche vennero compiute in numero di tre per settimana salvo brevi periodi durante i quali furono più frequenti o più rare; il più delle volte vennero accompagnate da osservazioni sulla vitalità e la frequenza delle specie. Più innanzi il lettore troverà riuniti i dati relativi ad un intero anno di tempo dal 21 novembre 1912 al 21 novembre 1913; le prime annotazioni riguardano soltanto le specie macroscopiche; le successive si estendono quasi sempre anche alle microscopiche. A complemento di queste misure altre ne vennero compiute ad intervallo più lungo fino al maggio 1914; osservazioni saltuarie avevo notate sin dalla primavera e dall' estate 1912.

Per quanto concerne la temperatura, ho registrato un massimo di 35,7° (al fondo) il 16 luglio 1912 e un minimo di 3,8° il 13 gennaio 1914; l'escursione massima deve adunque superare i 35° poichè nella notte susseguente a quest' ultima misura l'acqua avrà certo toccato lo zero. La densità (e quindi la salinità) variano a seconda delle stagioni. Durante

l'inverno, i primi due mesi di primavera e l'autunno le piogge ed il mare mosso valgono a contenere le oscillazioni di salinità entro a limiti relativamente moderati. Ecco i massimi ed i minimi di questo periodo, relativi all' acqua di superficie:

Inverno 1912—1913. Minimo 1,013 (24 dicembre; temp. 13,4°). Massimo 1,058 (8 marzo; temp. 13,2°).

Primo bimestre di primavera, 1913. Minimo 1,011 (1 maggio; temp. 18,2°). Massimo 1,045 (15 maggio; temp. 21,5°).

Autunno 1913. Minimo 1,008 (27 novembre; temp. 12,3). Massimo 1,045 (21 ottobre; temp. 22°).

Invece, partendo dall' ultima decade di maggio 1913, comincia una ascesa progressiva della salinità che determina, il 10 di giugno, la densità massima di 1,226 ed il successivo disseccamento della pozzanghera. In estate si hanno da principio densità basse (minimo 1,004; 23 giugno; temp. 26,4°) poi una nuova serie ascendente che culmina con massimi di concentrazione e completo prosciugamento verso la fine di luglio. Densità elevate (superiori a 1,100), ma non massime, si producono ancora una volta alla fine d'agosto, ma tosto ricadono al sopraggiungere dei primi acquazzoni di settembre.

Certo queste condizioni non si ripetono esattamente di anno in anno, ma è presumibile che l'andamento generale non abbia a variare, come lo dimostrano anche le osservazioni preliminari compiute l'anno precedente. Avevo trovato infatti densità non superiori a 1,050 nei mesi da marzo a maggio, densità crescenti da 1,029 a oltre 1,200 in giugno; da 1,046 a 1,175 in luglio.

Ho discorso finora di temperatura e di densità come se fossero distribuite uniformemente per tutta la massa d'acqua della pozza. Tal è infatti la condizione più comune; in molti casi tuttavia si verifica una stratificazione termica e salina della quale conviene tener conto anche nei riguardi biologici. Il fatto si manifesta con particolare evidenza se la pioggia viene ad inaffiare una massa d'acqua soprasalata, che abbia subito per parecchie ore l'azione dei raggi solari; allora lo strato d'acqua fresca e diluita rimane a galla sopra lo strato d'acqua più caldo e più salato e la mescolanza si compie molto lentamente, tantochè occorrono parecchi giorni prima che l'equilibrio venga raggiunto.

Stralcio dalle mie osservazioni periodiche alcune cifre molto istruttive a questo riguardo. Il giorno 2 agosto 1913, dopo una pioggia torrenziale, la temperatura dell' acqua era 24,5° alla superficie; 28,4° sul fondo di scoglio a soli 17 centimetri di profondità. Le densità rispettive erano 1,009 e 1,057. Il 5 di agosto la differenza persisteva ancora quantunque

ridotta a metà; le temperature essendo rispettivamente 23,5° e 25,4° e le densità 1,013 e 1,042. Soltanto il 9 di agosto le acque della pozza erano divenute praticamente omoterme ed omoaline; il termometro segnava infatti 25,2° alla superficie e 25,1° al fondo; l'areometro 1,027 tanto alla superficie quanto al fondo.

Di un fenomeno poco dissimile da questo si occupa l'Hjort (1912) nel suo libro »The depths of the Ocean«. In certi parchi da ostriche funzionanti lungo la costa occidentale della Norvegia l'acqua di superficie è poco salata e quindi leggera; partendo dalla profondità di circa un metro sino al fondo è molto salata e quindi più pesante. Lo strato liquido superiore, che impedisce alle acque profonde di venire in contatto coll' atmosfera e di subirne l'azione refrigerante durante la notte, si può paragonare al tetto trasparente di una serra calda, sotto al quale si va immagazzinando il calore. L'eterotermia che per questo fatto si origina può essere molto spiccata, qualche volta il termometro registra 20° alla superficie e ben 35° a pochi piedi di profondità.

Nelle misure d'inverno 1912—13, di primavera e di principio d'estate 1913 non avevo tenuto conto della eventuale stratificazione e i dati riferiti nella tabella valgono per lo strato superiore della pozza; si deve però notare che nella maggior parte dei casi la densità del fondo è praticamente uguale, come venne verificato per le misure che vanno dalla 79 alla 97 inclusa. Dalla 98 sino all' ultima la misura venne compiuta separatamente per l'acqua di superficie, attinta col bicchiere, e per l'acqua dello strato inferiore, aspirata dal fondo mediante un tubo di gomma.

Le misure di densità vennero compiute con una serie di areometri centesimali; non sono certo gli strumenti più esatti, ma mi parevano sufficienti allo scopo. D'altronde ho avuto cura di compiere misure di verifica mediante altri strumenti; per le densità basse e medie mi sono servito di un areometro del Chabaud gentilmente imprestatomi dall' Istituto Idrografico della R. Marina, per le densità elevate della bilancia idrostatica Mohr-Westphal.

Il porgere qualche notizia intorno alla concentrazione delle pozzanghere nella nostra scogliera appariva tanto più necessario inquantochè i dati recenti che possediamo intorno ad alcune pozzanghere ad *Harpacticus fulvus* delle coste Atlantiche accennano ad un regime diverso.

Bohn (1905), Lévy (1908) e Legendre (1909) hanno fatto in proposito ricerche dirette a studiare le variazioni periodiche della densità e del tenore in ossigeno in relazione col periodo diurno, colle stagioni, ecc. Trattandosi di stagni spazzati dal mare ad ogni grande marea, le oscillazioni di densità sono molto piccole in confronto di quelle da ma riscon-

trate; così in una tabella che comprende le osservazioni fatte dal 31 luglio al 21 agosto il massimo ed il minimo sono rispettivamente di 1,023 e 1,031 e non si fa parola di concentrazioni molto elevate.

Gli organismi della pozza da me studiata debbono abituarsi ad un tenore assai vario di gas respirabile. È ovvio che l'acqua appena spruzzata dal mare contiene molto ossigeno, mentre nei lunghi periodi di sereno la quantità di questo gas diminuisce, sia perchè la solubilità scema col crescere della temperatura e della concentrazione, sia per la presenza di detriti organici. In acqua della pozza stagnante da due settimane e concentrata a 1,120 l'analisi diede cmc. 2,1 di ossigeno per litro. Bisogna osservare che alle fortissime concentrazioni abbondano sempre i Fitoflagellati i quali cedono ossigeno all' ambiente nel processo di assimilazione.

## 2. Come si popolano le pozze.

Come si popolano le pozze di scogliera? Il sopportare densità elevatissime in stato di morte apparente od in altra condizione fisiologica è una particolarità dell' *Harpacticus fulvus* oppure si ritrova in altri organismi? Esiste qualche relazione tra la provenienza dei diversi abitatori ed il loro modo di comportarsi di fronte alla concentrazione salina? per rispondere a queste domande era necessaria una buona conoscenza faunistico-biologica dell' ambiente. Ora, mentre si hanno ampie notizie intorno alle acque saline continentali ed alle saline alimentate dal mare, manca qualunque studio complessivo o parziale sulle pozze della scogliera Mediterranea. Ho dovuto quindi armarmi di pazienza e studiare l'argomento ex novo procedendo a periodiche osservazioni. Queste sono riassunte nella tabella già citata, accanto alle misure relative di densità e di temperatura.

Durante le concentrazioni estive non soltanto ho notato con cura quando le diverse specie scomparissero dai saggi per effetto della crescente densità, ma in parecchi casi i dati ottenuti son stati verificati e completati osservando come procedessero le cose in acqua soprasalata, fatta evaporare in laboratorio anzichè attinta volta per volta nelle pozzanghere di Quarto dei Mille. Con tal mezzo si consegue il vantaggio di una sorveglianza più continuata e di una più regolare evaporazione; inoltre si evitano cause perturbatrici le quali potrebbero alterare, nelle pozze, il comportamento normale degli abitatori.

Tutte le misure di temperatura e di densità, tranne due brevi periodi in inverno e in estate, sono accompagnate da esami di organismi macroscopici e microscopici. Per questi ultimi ho fatto passare, ad ogni saggio, tre preparazioni ottenute con detriti del fondo.

Espongo partitamente i risultati per ogni gruppo tassonomico:

Diatomee. Non ho rivolto speciale attenzione alle Diatomee che occupano sempre un posto secondario fra i viventi delle pozzanghere. La sola specie veramente costante e talvolta molto frequente è la *Nitzschia* (*Nitzschiella*) *closterium* (Ehrbg.) W. Sm.[1]

È indicata dai diatomologi come specie comune nelle acque submarine europee, ma si trova anche in mare.

Qualche individuo prosperava e si muoveva ancora in un saggio a 1,113, mentre erano tutti immobili a 1,132 (temp. 26°). La mobilità riacquistata subito dopo, in seguito al diluirsi delle pozze mi fa credere che anche questa specie presenti il fenomeno della vita latente.

Cloroficee e Flagellati. *Carteria subcordiformis* Wille, *Cryptomonas ovata* var.? Ehrbg., *Oxyrrhis marina* Duj., *Mastigamoeba* sp.

Le prime due specie meritano di fissare la nostra attenzione per la loro importanza numerica. Ho trovato la *Carteria* comune in ogni stagione fino all' ottobre 1913, epoca nella quale cessò di mostrarsi nei saggi; da allora in poi è scomparsa per tornar poi a mostrarsi nella successiva primavera e moltiplicarsi abbondantemente in luglio. L'ho veduta moltiplicarsi in quantità grandissima nell' estate; in agosto la superficie della pozzanghera metodicamente esplorata e di altre vicine si coprirono prima di bollicine verdi untuose; poi di una pellicola uniforme formata da stadi di sviluppo, immobili, di *Carteria*.

La specie venne descritta dal Wille (1903) che la trovò ad Aalesund (Norvegia), in pozzanghere d'acqua dolce, le quali contenevano tuttavia cloruro sodico, amidi ed amidoacidi per aver servito alla lavatura di pesce marino. Le altre *Carteria* sono generalmente indicate come specie d'acqua dolce; notando però che il Forti (1913) menziona la *Carteria cordiformis* come abitatrice delle lagune salmastre di Derkos Gol in Anatolia.

Per quanto concerne la *Cryptomonas*, debbo osservare che si tratta di un organismo costante non soltanto nella solita pozza, ma anche in tutte le altre di Quarto e di Sturla ove dominano presso a poco nelle medesime condizioni fisiche. In marzo ed in settembre si è moltiplicata con straordinaria attività impartendo alle acque una tinta verdastra.

Siccome le Cryptomonas di Quarto non si distinguono per la forma dalla comune *Cryptomonas ovata* Ehrbg., non ardirei istituire una specie nuova soltanto in base ai caratteri del cromatoforo ed alle piccolissime dimensioni.

Quello infatti si modifica notevolmente di epoca in epoca; queste sono estremamente variabili anche nella specie tipica sebbene non raggiungano

---

[1] Determinata dal Dr. Achille Forti (Verona).

limiti così bassi. Ricorderò come il gen. *Cryptomonas* comprenda parecchie specie, alcune viventi in acqua dolce, altre in mare.

Vita latente. Di questi due Protisti c'interessa sopratutto il comportamento fisiologico; entrambe hanno in comune coll' *Harpacticus fulvus* la facoltà di sopportare densità elevatissime in condizione di vita attiva e densità massime in condizione di vita latente.

Le *Cryptomonas* attive erano abbastanza frequenti in fin di maggio 1913, mentre l'acqua aveva densità di poco superiore alla marina. Sopravenne, durante la prima settimana di giugno, un periodo di rapida concentrazione; il 3 giugno alla densità di 1,074 si verificava una sensibile diminuzione d'individui che apparve più forte il 7 giugno alla densità di 1,091. Due giorni dopo l'areometro segnava 1,139 ed una piccola percentuale di *Cryptomonas* ancora si manteneva attiva, sebbene con movimenti alquanto rallentati; nella successiva raccolta mancava ogni segno di vita.

In un altro periodo di concentrazione che occupò le ultime tre settimane di luglio 1913 rimanevano poche *Cryptomonas* attive nella seconda raccolta del 26 luglio a 1,140; mentre ogni traccia di attività era spenta nella raccolta successiva a 1,156.

A scopo di verifica ho lasciato evaporare in laboratorio, entro ad un largo cristallizzatore, circa mezzo litro d'acqua soprasalata ricca di organismi, raccolta il 24 luglio a 1,098. Sottratta ai raggi cocenti del sole l'acqua impiegò ben 14 giorni a raggiungere la stessa densità che in natura si era verificata dopo soli 4 giorni. Non per questo fu discorde il risultato; poichè alla densità di 1,124 erano in movimento tutte le *Cryptomonas* ed una metà circa delle *Carteria*; alla densità di 1,140 non si muovevano più di 7—8 esemplari di *Cryptomonas* ed altrettanti di *Carteria* in tre vetrini che contenevano complessivamente un centinaio di individui per ciascuna delle specie menzionate; a 1,155 un paio di *Cryptomonas* e di *Carteria* in tre vetrini; a 1,163 tutte le *Carteria* erano immobili e soltanto una *Cryptomonas* oscillava ancora debolmente senza spostarsi. Per conseguenza il limite di vita attiva alla temperatura di quell' epoca (media di 25° circa) si può stabilire con molta approssimazione in 1,160. *Carteria* e *Cryptomonas* hanno nutrizione olofitica. Un terzo Flagellato, talvolta assai numeroso, l'*Oxyrrhis marina*, non prospera nelle pozze molto al disopra nè al disotto della concentrazione marina; ed ho potuto osservare come apparisca e si moltiplichi in seguito alla invasione delle onde. Pel Senn (1910) che dell' *Oxyrrhis* ha scritto una monografia, la specie abita esclusivamente l'acqua di mare, sopratutto se ricca d'infusioni vegetali, non putrescente, nè troppo popolata da Bacteri e da Cigliati. Piccole *Mastigamoeba* contribuiscono invece a consumare le spoglie degli *Harpac-*

*ticus*, tantochè nel loro citoplasma si ritrova spesso il pigmento ranciato del Crostaceo. Altre specie di Flagellati si vedono saltuariamente nell'acqua delle pozzanghere, ma non si moltiplicano mai in abbondanza e scompariscono nelle concentrazioni fortissime.

Infusori cigliati. Gli Infusori cigliati rappresentano un elemento assai variabile nella microfauna delle pozze. In generale aumentano di numero nei periodi di calma e di sole, quando abbonda il detrito vegetale e quando la temperatura troppo bassa o la concentrazione troppo alta non si oppongano al loro sviluppo; tanto nell' inverno 1913 quanto nel 1914 scomparvero allorchè la temperatura dell' acqua si abbassò al disotto di 7—8°. L'elenco che segue è lungi dall' essere completo, poichè ho rivolta la mia attenzione alle specie più frequenti e più caratteristiche, stimando inutile perdita di tempo isolare e determinare tutte quelle che fanno apparizioni rare od occasionali in quelle acque.

*Urotricha salina* n. sp.[1]
*Anophrys* sp.
*Lionotus* sp.
*Nassula elegans* Ehrbg.
*Cyclidium glaucoma* Müll.
*Metopus sigmoides* Clap. e Lachm.
*Lacrymaria olor* (Müll.)
*Uroleptus retusus* n. sp.
*Oxytricha* sp.
*Euplotes patella* Ehrbg.
*Euplotes harpa* Stein.
*Uronychia transfuga* (Müll.),
*Strombidium sulcatum* Clap. e Lachm.
*Vorticella microstoma* Ehrbg.
*Rhabdostyla harpatici* n. sp.

Sarebbe facile riconoscere vari gradi di passaggio tra alcune specie che si possono dire costanti o almeno si fanno vedere a brevissimi intervalli ad altre che compariscono assai più di rado; ascriverei alle prime l'*Euplotes harpa* rappresentato da piccoli individui misuranti 40—49 $\mu$ di lunghezza; subito dopo verrebbero *Nassula elegans*, *Cyclidium glaucoma*, *Uroleptus retusus*. Si deve inoltre notare che queste specie e la maggior parte delle altre citate figurano nei cataloghi degli autori come abitanti indifferentemente il mare o l'acqua dolce. Per contro *Uronychia transfuga* e *Strombidium sulcatum* sono esclusivamente marine e ciò spiega perchè compariscano nelle pozze in seguito alla invasione del mare per scomparire poi dopo un periodo generalmente non molto lungo.

La resistenza alla concentrazione dell' ambiente è piuttosto debole per la maggior parte delle specie; molte cessano di mostrarsi quando l'acqua si avvicina ad una densità doppia della marina normale. Nella pozzanghera invasa dalla pioggia dopo il prosciugamento i primi individui di *Vorticella microstoma* ricomparvero quando l'acqua di fondo si era

[1] Vedi nell' appendice (cap. VI) una sommaria descrizione delle specie nuove.

abbassata a 1,053. Più tolleranti delle altre risultarono *Cyclidium glaucoma* trovato ancora a 1,091 ed *Euplotes harpa* a 1,102 (osservazione posteriore alla serie riportata nella tabella).

I dati ottenuti per questa specie lasciando evaporare in laboratorio l'acqua a 1,033 indicano una resistenza maggiore; *E. harpa* fu il solo Infusorio del saggio sopravissuto oltre 1,060, diminuì sensibilmente di numero oltre 1,090; gli ultimi individui natanti comparvero a 1,116, mentre i più erano morti e soltanto qualcuno si era racchiuso nella cisti.

Giova ricordare come alla notevole eurialinità del *Cyclidium glaucoma* faccia riscontro, in altre condizioni, la sua notevole resistenza alle temperature elevate, resistenza che nelle acque termali Euganee si rivela generalmente superiore a quella degli altri Infusori (Issel, 1906).

Vita latente. I fenomeni letargici vennero osservati soltanto nella *Rhabdostyla harpactici.* Questo Infusorio si stabilisce in gruppi più o meno numerosi sopra la bocca dell' *Harpacticus fulvus* è si dimostra perciò commensale in tutta la estensione del termine; mi ricordo di aver veduto a Napoli associazioni consimili fra Vorticellidi e larve pelagiche (Metazoea) di Paguridi. Aumentando la densità queste *Rhabdostyla* cessano di espandere il disco; a 1,104 le ho trovate tutte contratte a pallottola ed insensibili agli stimoli meccanici; trasferite in acqua marina si sono nuovamente espanse ed han ripreso attività normale.

Rotiferi e Gastrotrichi. Due specie di Rotiferi sono ospiti costanti non solo della pozzanghera metodicamente esplorata, ma anche di altre consimili. Si tratta di un Illoricato e di un Loricato, cioè:

*Diglena marina* (Duj.)[1].
*Pterodina clypeata* Ehrbg.

I Gastrotrichi han fatto soltanto un' apparizione fugace con poche *Lepidoderma* sp., dopo un forte acquazzone. Reputo certo che gli individui di *Diglena*, tanto spesso incontrati, abbiano origine marina. Raccogliendo infatti col gangano i detriti di *Posidonia* e di *Zostera* che si accumulano sul basso fondo marino sabbioso a circa 10 metri di profondità, ho trovato parecchi esemplari della stessa specie che non differivano per nulla da quelli raccolti nelle pozze. Ho potuto anche notare come la *Diglena* dimostri la sua attitudine a sopportare mutevoli condizioni anche in ambiente diverso da quello che fornisce argomento alle presenti ricerche. In quegli argini di foglie morte di *Posidonia* che le burrasche autunnali

[1] Il Rousselet che gentilmente mi ha determinato la specie mi ha comunicato anche uno schizzo del mastax da lui eseguito, che concorda col mio. Nel disegno del Dujardin la specie è a mala pena riconoscibile.

sogliono abbandonare sulla riva ho potuto infatti riconoscere parecchie *Diglena marina* viventi insieme a pochi Flagellati ed a stadi giovanili di Nematodi, sebbene l'acqua che inzuppava le foglie fosse già notevolmente ridotta dalla evaporazione. Evidentemente quest' acqua va soggetta a diluirsi rapidamente e a concentrarsi per azione della pioggia e del sole.

La *Pterodina clypeata* predilige dovunque queste peculiari condizioni di salsedine; il Gosse (1886) la dice vivente nelle pozze marine, il Ferronière la ritrova in analoghe condizioni lungo le coste della Lorena.

Vita latente. Nella *Pterodina* ho verificato fenomeni letargici che si manifestano completi e generali poco al disopra di 1,090; tutti gli individui osservati a luglio in un saggio a 1,098 erano in condizioni di morte apparente; quelli del saggio a 1,115 non poterono più essere richiamati in vita.

Artropodi. I Crostacei e gli Insetti forniscono il contingente più costante e più interessante alla fauna delle pozzanghere di scogliera.

Eccone il breve elenco:

Crostacei: *Harpacticus fulvus* Fischer[1].

Insetti: *Ochtebius subinteger* Mulsant[2].

*Ochtebius quadricollis* Mulsant.

Larve di *Trichocladius* sp.[3]

Larve e ninfe di *Culex pulchritarsis* Rondani[4].

Larve e ninfe di *Culex* sp.

All' *Harpacticus* conviene senza dubbio il primo posto fra gli ospiti normali delle pozze. La sua attività riproduttiva, sebbene rallentata durante i rigori dell' inverno, non è mai sopita completamente; il 20 novembre 1912, sopra 50 individui, ho contato 38 femmine di cui una sola ovigera; il 16 aprile 1913 49 femmine delle quali ben 32 ovigere, il 15 gennaio 1914 sopra 50 individui 42 femmine delle quali 3 soltanto ovigere. Altri conteggi eseguiti non permettono d'istituire alcuna relazione tra la percentuale delle femmine in generale, e delle femmine ovigere in particolare e le condizioni di salinità. La specie, caratteristica delle pozze marine, ha larga diffusione; si trova infatti dalle coste Norvegesi alle isole Kerguelen (G. O. Sars).

I due *Ochtebius* menzionati abbondano in tutte le pozzanghere e alle concentrazioni le più diverse ed in ogni epoca dell' anno. Per quanto concerne la loro distribuzione geografica risulta dalla bibliografia che tanto l'*O. subinteger* quanto l'*O. quadricollis* si trovano localizzati nelle

---

[1] Determinato dal prof. R. Grandori (Padova).

[2] I due *Ochtebius* furono determinati dal Sig. Agostino Dodero (Genova).

[3] Determinato genericamente dal prof. Mario Bezzi (Torino).

[4] Determinata dal prof. Eugenio Ficalbi (Pisa).

acque salmastre circummediterranee, mentre due specie affini; *O. adriaticus* Reitter ed *O. steinbühleri* Reitter si raccolgono, in condizioni analoghe, lungo il litorale Adriatico; tutti gli altri *Ochtebius* della nostra fauna frequentano le acque dolci.

Anche le larve di *Trichocladius* compariscono nella maggior parte dei saggi ed in ogni stagione, segno questo che l'attività riproduttiva della femmina non subisce interruzioni; certo si ravviva in estate poichè per due anni consecutivi le larve si sono moltiplicate verso la fine di luglio. Sull' origine e sulla distribuzione di queste larve nulla posso dire di positivo; certo è che la specie delle pozzanghere, facilissime a distinguer si pei colori vivaci, azzurro e verde, del suo tessuto adiposo, differisce da altre larve di Chironomidi che ho avuto occasione di osservare in acqua marina nel feltro organico che ricopre le foglie di *Posidonia* e nelle acque dolci vicine.

Gli stadi acquatici di *Culex* sono i soli che subiscano regolare interruzione di qualche mese; difatti le ultime ninfe schiudono alla fine di ottobre e le prime larve giovanissime fanno la loro apparizione in principio di primavera, aumentando poscia di numero durante i mesi estivi.

Il Ficalbi (1899) trovò pochi esemplari del *Culex pulchritarsis* in Maremma toscana e nella pineta di Viareggio; ritiene l'immagine silvicola e la larva subpalustre.

Vita latente. Una tolleranza molto spinta delle concentrazioni elevate è comune a tutti gli Artropodi delle pozze. Senonchè, mentre nell' *Harpacticus fulvus* si verifica, oltre ad un certo limite, la vita latente, negli Insetti la perdita della mobilità, precedendo con brevissimo intervallo la morte, si può praticamente considerare come sinonimo di questa. Per quanto concerne l' *Harpacticus fulvus*, in base ad una concentrazione ottenuta in laboratorio, avevo indicato la densità di 1,125 come limite dei movimenti spontanei; le osservazioni e le esperienze successive non fanno che confermare questa cifra, che già figura nella mia nota preventiva. Nella concentrazione naturale di giugno la vita attiva cessò di manifestarsi tra la raccolta del 5 a 1,091 e quella del 7 a 1,139. Nella concentrazione naturale di luglio si muovevano spontaneamente pochissimi *Harpacticus* nel saggio antimeridiano a 1,126, mentre immobilità completa regnava nel saggio pomeridiano a 1,129.

Concentrando l'acqua più lentamente in laboratorio, notai una forte percentuale d'individui attivi a 1,116, mentre nell' esame del 1 agosto alla densità di 1,126 (temp. 24°) tutto era tranquillo; i movimenti spontanei dovevan tuttavia esser cessati da tempo brevissimo perchè due individui ricominciavano a guizzare con vivacità quando venivan stimo-

lati colla punta di un ago; si conferma dunque che l'attività è completamente sopita a circa 1,125 (temperatura 25° circa).

Gli *Ochtebius* adulti, com' è norma nei Coleotteri acquaioli, non sono legati esclusivamente alla vita acquatica, potendo anche camminare fuori d'acqua e spiccare il volo. Tuttavia la loro tolleranza ha limiti oltremodo estesi, che dall' acqua dolce vanno a concentrazioni fortissime.

Durante una serie di 6 osservazioni, compiute dal 23 aprile al 6 maggio 1912, le piogge avevano diluite le acque di una grande pozzanghera situata poco a monte della solita, dimodochè la densità superficiale oscillava tra 1,000 (temp. 14°) e 1,002 (temp. 25,7°); orbene in questo periodo gli *Ochtebius* non cessarono di mostrarsi numerosi e vivaci alla superficie.

D'altra parte molti esemplari vivevano ancora il 25 luglio nell' acqua a 1,126 e tre, perfettamente vitali, passeggiavano sommersi sulle pareti rocciose delle pozzanghere dove l'areometro segnava 1,156 (temp. 30,2°). Accettando questa cifra con qualche riserva, poichè si tratta di una sola osservazione, il limite di abitabilità delle pozzanghere per gli *Ochtebius* adulti si può approssimativamente esprimere colla densità di 1,160.

Le larve di questi Coleotteri menano vita prettamente acquatica mercè un paio di sottili branchie tracheali situate alla estremità posteriore del corpo e godono di una resistenza maggiore.

Il 29 luglio qualche larva si vedeva ancora nell' acqua a 1,188 e il giorno seguente due di esse apparivano in condizioni non troppo anormali a 1,198 (temp. 27,4°). Già un' osservazione dell' anno precedente, quantunque non sussidiata da misure, accennava allo stesso fatto; sotto ad una crosta di sali, precipitati per evaporazione, rimanevano pochi centilitri d'acqua torbida e in quell' acqua, insieme ad alcune larve d'*Ochtebius* morte, due ne avevo trovate ancora perfettamente vitali. Il limite di densità per le larve di *Ochtebius* è dunque di almeno 1,200 e forse coincide coi massimi di concentrazione.

Larve di *Trichocladius* numerose e vivaci ho trovate in luglio a 1,126. Quelle osservate in giugno a 1,139 ed in luglio a 1,219 (temp. 25,3°) erano già in condizioni patologiche e nel saggio a 1,140 non ne rimaneva alcuna in vita. In natura non ho raccolto di queste larve a densità molto inferiore a quella dell' acqua marina, ma in laboratorio, diluendo l'acqua gradatamente, ho potuto abituarle all' acqua dolce.

Con ciò non si impedisce il processo di metamorfosi che si compie in modo assai semplice; mediante una secrezione mucosa la larva agglutina insieme piccoli minuzzoli di foglia secca di *Posidonia* e se ne fabbrica una sorta di astuccio; la ninfa che ne sguscia in capo a pochi giorni sale alla superficie dell' acqua. Nel tubo digerente della larva si trovano detriti

di varia natura e quando gli *Harpacticus* sono molto numerosi non mancano mai avanzi di questi Copepodi.

Per quanto concerne il comportamento delle larve di *Culex* nella evaporazione naturale delle pozzanghere, le mie note segnalano in autunno larve e ninfe in acque dolce o quasi dolce; in giugno alcune larve viventi a 1,139; in luglio non si videro più larve nella raccolta successiva a quella a 1,126, mentre due di esse, passate allo stadio di ninfa, guizzavano ancora a 1,156 (temp. 30,2°). Evaporata l'acqua in laboratorio, l'ultima larva si muoveva ancora stentatamente a 1,144, mentre aveva cessato di vivere al successivo esame; la densità essendo salita a 1,155 (temp. 25°); la cifra di 1,140—1,150 rappresenta dunque, in modo molto approssimativo, la più alta densità compatibile coll' esistenza per gli stadi larvali acquatici di queste zanzare.

Abitatori di altre zone o facies. Finalmente per essere completo, debbo accennare a qualche animale amfibio proprio della zona sopramarina o della zona di marea, che suole penetrare nelle pozze allorchè queste non hanno densità troppo superiore nè inferiore alla marina.

Molluschi: *Littorina neritoides* L.
Crostacei: *Lygia italica* Fabr.
*Carcinus moenas* Leach.
*Pachygrapsus marmoratus* St.

La tolleranza di queste specie, espressa in cifre rotonde, non va al disotto di 1,020 nè molto oltre a 1,040 ; ho veduto gli ultimi esemplari di *Littorina* rimanere nell' acqua soprasalata anche a 1,042.

Così due zone biologiche, o meglio due facies della medesima zona, tendono a confondersi in condizioni fisiche determinate.

Piccoli Foraminiferi provenienti dalle Alghe o dalle Posidonie (come *Discorbina bertheloti* e *Planorbulina vermiculata*) son gettati dal mare nelle pozze ma non possono resistervi a lungo; quasi sempre se ne trovano i gusci vuoti.

Ora è d'uopo riassumere questi dati biologici e faunistici che ci serviranno come punto di partenza per discutere i fenomeni di vita latente, e porli a confronto con quanto già si conosce intorno alla vita nelle acque soprasalate.

Osservo anzitutto che non soltanto una Cloroficea ed un Flagellato ma anche un Copepodo sono capaci di tollerare, in condizione di morte apparente, i massimi di concentrazione. Un solo esempio di tolleranza (a parte la vita latente) paragonabile a questo si ricorda negli annali della biologia animale; alludo alla famosa *Artemia salina* Leach, la quale a

Cagliari sopporta secondo l'Artom (1905), un massimo di 1,22 (27° B). Il comportamento dell' *Artemia* deve però variare da luogo a luogo, così gli individui delle saline di Bourg de Batz sono, a detta del Ferronière, meno resistenti poichè non si trovano oltre 1,16, mentre una nota recente del Calman (1911) è sicura dimostrazione di una tolleranza ancor più spiccata, che si riscontra non già negli adulti, ma nelle uova di *Artemia*; in una varietà di sale da cucina che si consuma in Inghilterra (il cosidetto Tideman's salt) si rinvengono frammiste ai cristalli di cloruro sodico numerose uova di *Artemia* le quali, collocate in acqua di densità opportuna, possono schiudere dando origine a Nauplii perfettamente vitali e capaci di compier l'intero ciclo evolutivo[1].

Senonchè due importanti differenze si notano fra l'*Harpacticus fulvus* e l'*Artemia*; il primo è un animale eurialino in grado estremo, poichè il suo ottimo si aggira intorno all' acqua marina, ma resiste anche in acqua appena salmastra, mentre nell' *Artemia* si può parlare di adattamento specifico alle alte concentrazioni poichè a Cagliari il minimo è 1,02 (3° B); l'ottimo sta fra 1,09 e 1,14 (12—18° B). D'altronde non mancano nelle saline anche organismi prettamente eurialini, come il *Macrostoma hystrix* e la *Nereis diversicolor*, che tuttavia rimangono molto al disotto dell' *Artemia* e dell' *Harpacticus* in fatto di tolleranza rispetto alla concentrazione (Ferronière, 1901).

Un esame non continuato delle pozze potrebbe far credere a un adattamento specifico alle forti densità per i due microfiti *Carteria subcordiformis* e *Cryptomonas ovata*, poichè questi organismi sogliono talvolta moltiplicarsi in gran copia quando la densità oltrepassa 1,1. Io son convinto trattarsi anche in questo caso di eurialini; le densità elevate li favoriscono indirettamente coll' inibire lo sviluppo degli Infusori cigliati predatori, tantochè, una volta scomparsi gli ultimi *Euplotes*, essi non hanno più nemici.

Per quanto concerne gli *Ochtebius* bisogna notare che l'optimum di questi Coleotteri che pure resistono a concentrazioni elevatissime si trova al disotto dell' acqua marina; più volte tra due pozzanghere vicine, l'una a densità marina, l'altra salmastra con densità non superiore a 1,007, li ho visti prediligere la seconda.

La seconda differenza concerne i fenomeni di vita latente in concen-

[1] In una sua lettera il Calman cortesemente mi comunica che il Tidman's salt è sale greggio che si vende per uso di bagno e proviene probabilmente dal Mediterraneo. Aggiunge di aver allevato Nauplii anche da uova disseccate provenienti dalle saline di Trapani.

trazioni elevate, i quali non sarebbero, credo, sfuggiti ai molti naturalisti che han studiato l'*Artemia*, ove questo Fillopodo li presentasse.

Osserverò ancora, riassumendo, che le specie più resistenti delle pozze sono endemiche delle acque circumlitorali. Un fatto analogo si nota anche per gli organismi più tolleranti delle saline di origine marina. Nelle saline continentali, secondo il Florentin (1900) la fauna ha carattere d'acqua dolce e dimostra per rispetto ai sali una tolleranza minore, quantunque assai elevata.

Le specie endemiche e sommamente eurialine delle pozze di scogliera hanno svariate affinità, poichè *Harpacticus* è genere marino, mentre *Carteria* appartiene all' acqua dolce e *Cryptomonas* ai due ambienti; è noto che l'*Artemia salina* è affine al gen. *Branchipus* delle acque dolci.

Tra le specie endemiche i Rotiferi dimostrano eurialinità meno spiccata delle Cloroficee, dei Flagellati e degli Artropodi.

Costanza ed eurialinità considerevoli, sebbene inferiori a quelle delle specie dianzi accennate, posseggono alcune specie d'Infusori ed un Rotifero comuni al mare ed all' acqua dolce, mentre Infusori d'origine prettamente marina od animali amfibi, provenienti dalla zona biologica inferiore, non si registrano che comparse più o meno fugaci.

La relazione tra i fenomeni di vita latente e la distribuzione ambientale, sempre nei limiti della pozza esplorata, si può compendiare in due parole, dicendo che tali fenomeni si presentano con particolare evidenza in alcune specie proprie della zona sopramarina, indipendentemente dalla affinità ecologica delle specie stesse. Non sono senza influenza le particolarità inerenti al gruppo zoologico poichè gli Insetti non sono anabiotici, ma su questo punto dovremo ritornare più innanzi.

## III. La vita latente per concentrazione dell' acqua.

### 1. Esperienze sull' azione graduale della concentrazione.

Per conoscere con quali norme si manifestino gli accennati fenomeni di vita latente, mi sono servito sopratutto dell' *Harpacticus fulvus*, sia perchè questo Copepodo si può quasi sempre raccogliere in gran copia, sia perchè le sue dimensioni macroscopiche (ha un millimetro circa di lunghezza) consentono di seguire contemporaneamente gli atteggiamenti di molti individui col sussidio di una semplice lente montata. Quando si sottopongano gli *Harpacticus* ad una graduale concentrazione dell' acqua, la

condizione di morte apparente non si produce tutto ad un tratto, ma si osserva un passaggio insensibile dalla vivacità normale alla cessazione completa dei movimenti. In ambiente fisiologico il Copepodo nuota con rapidi scatti secondo traiettorie curvilinee, facendo di tanto in tanto brusche giravolte per le quali viene ad intersecare il precedente cammino sotto un angolo variabile; non si mantiene mai a lungo allo stesso livello, ma sale e scende frequentemente con direzione obliqua, dimodochè se la luce è moderata gli individui si diffondono uniformemente per tutta la massa liquida.

Posti alla luce diffusa (come quella che si suol tenere nella stanza da lavoro) dimostrano un fototropismo negativo ben netto, che si accentua quando si esponga il recipiente all' azione diretta dei raggi solari; allora i Copepodi, limitando l'ampiezza delle loro escursioni, si radunano in gruppo più o meno compatto nella parte inferiore del recipiente, e dal lato meno intensamente illuminato.

Ora se l'evaporazione fa salire poco a poco la densità dell' acqua le flessione degli arti divengono più pigre e le salite negli strati superiori del liquido più rare, di guisa che i punti ranciati appariscono più fitti in prossimità immediata del fondo e si vanno via via diradando dal basso in alto. Una sensibile differenza rispetto alla etologia normale si nota di già quando la densità è salita a 1,080 circa. Verso 1,100 gli individui che si elevano di qualche centimetro sono in grande minoranza ed i movimenti appaiono stentati. A 1,110—1,120 non si tratta più di una vera natazione, ma di piccoli guizzi che il Crostaceo compie strisciando sul fondo del recipiente. La durata di tali guizzi va diminuendo mentre aumenta quella delle pause durante le quali il Crostaceo si mantiene immobile. Così a 1,113 ho veduto le pause durare da un minuto ad un minuto e mezzo, mentre a 1, 120 i periodi d'immobilità si prolungavano sino a tre minuti.

Poco oltre si raggiunge, il limite della vita attiva ed ogni moto spontaneo è cessato.

Per debito di esattezza è necessario avvertire come la valutazione di questo momento sia di necessità convenzionale; difatti, anche quando colla lente a 20 diametri non si scorgono più movimenti delle appendici, qualche fremito delle antenne e delle zampe si può sorprendere ancora, a lunghi intervalli, cogli ingrandimenti piccoli e medi del microscopio composto. Tuttavia questi ultimi segni di vitalità non modificano sensibilimente le cifre dianzi riferite.

Quanto tempo può durare la condizione letargica e come avviene il risveglio?

Per soddisfare ai due quesiti vennero eseguite tre serie di esperienze dirette a conoscere se la densità che determina la vita latente venisse tollerata a lungo e se le densità più alte (sempre oltre i limiti della vita attiva) rendessero più difficile il risveglio. A tal fine riunivo gli esemplari in un vetro da orologio, poi, mediante una pipetta a punta sottile, aspiravo la maggior quantità possibile d'acqua marina in modo da lasciarli quasi all' asciutto e finalmente riempivo il vetro con acqua di mare fresca.

Ogni volta si rendevano palesi differenze individuali molto spiccate; fra gli individui meno resistenti che non tollerano, neppure per brevissimo tempo l'azione dell' acqua concentrata ed i più resistenti si notano numerosi gradi intermedi. In ogni caso il numero di quelli che rinascono va gradatamente scemando col tempo.

Un buon numero di Copepodi, caduti in letargo per evaporazione naturale delle pozze, era conservato in boccette a largo collo entro all'acqua concentrata e giorno per giorno un piccolo numero di esemplari ne veniva tolto per essere trasferito in acqua marina.

Ecco i risultati finali delle tre serie:

| Densità dell' acqua soprasalata (coi Copepodi in vita latente) al principio dell' esperienza. | Giorno in cui venne iniziata l'esperienza. | Giorno in cui si manifestò l'ultima riviviscenza. | Durata della vita latente in giorni. |
|---|---|---|---|
| I. 1,191 | 30. V. 12. | 16. VII. 12. | 17 |
| II. 1,139 | 7. VI. 13. | 29. VI. 13. | 22 (8) |
| III. 1,221 | 29. VII. 13. | 30. VII. 13. | $1^1/_2$ |

Queste esperienze mi sembrano sufficienti per dimostrare che gli *Harpacticus* possono sopravvivere in condizione di morte apparente per un tempo tanto più lungo quanto meno elevata è la concentrazione dell'acqua. Col numero in parentesi che, nella serie II, segue alla data dell'ultimo risveglio, ho voluto accennare ad un altro fatto del quale bisogna tener conto; oltre ad un certo limite di tempo non si producono più riviviscenze complete; il Copepodo guizza bensì sul fondo oppure agita soltanto le appendici, ma un tale ritorno di vitalità è passeggero, perchè la morte sopravviene dopo poche ore, talvolta anche dopo pochi minuti. La parentesi racchiude il numero dei giorni in capo ai quali si è verificata l'ultima ripresa incompleta di vitalità.

È dunque dimostrato che alcuni *Harpacticus fulvus* possono sopravvivere in stato di morte apparente per 22 giorni ed altri perire, dopo sintomi d'incompleto risveglio, in capo ad un mese di tempo.

Le cifre dianzi riferite si debbono ritener subordinate alla temperatura molto alta che regnava durante le esperienze (da 22° a 31° in cifre rotonde); a temperature basse i risultati potrebbero essere diversi.

Nel corso della serie II ho avuto cura di operare sopra un numero prestabilito d'individui ed ho pure tenuto conto del tempo che passava fra la immersione in acqua marina ed il momento nel quale il primo Copepodo cominciava a dar segno di vita. Le esperienze furono ripetute una volta ogni due giorni e i risultati ottenuti, che, al pari degli altri accennano a differenze individuali spiccatissime, sono riuniti in una tabella alla fine della memoria.

Uno sguardo a questa tabella dice subito come il tempo passato fra l'immersione in acqua marina e l'agitarsi del primo *Harpacticus* rivivescente sia tanto più lungo, e la percentuale degli individui capaci di rivivere diventi tanto più piccola quanto più lungo è il tempo trascorso dall' inizio della vita latente.

Così dopo tre giorni sono rinati 18 individui sopra 20 e il primo ha cominciato ad agitarsi dopo 6 minuti; dopo 16 giorni han ripreso vita 8 sopra 20 ed il primo ha cominciato ad agitarsi dopo circa 12 minuti; dopo 19 giorni il numero dei rivissuti è stato di appena 4 sopra 20 e i primi segni di vita non sono comparsi che dopo 20 minuti.

Anche il tempo necessario perchè si manifestino i primi movimenti di risveglio dipende dalla densità dell' acqua nella quale si conservano gli individui letargici. Così, dopo 17 ore di soggiorno in acqua a 1,221 si sono rimessi in moto 7 individui sopra 20 e il primo si è agitato dopo 14 minuti; trascorse 40 ore, l'unico individuo rinato ha cominciato a muoversi dopo 27 minuti.

Si doveva finalmente prevedere che la soluzione salina usata pel risveglio dovesse agire diversamente a seconda della sua densità.

Qualche esperienza destinata a chiarire questo punto figura nelle mie note: *Harpacticus* caduti in vita latente due giorni prima per evaporazione della pozza e trattati con acqua di mare si sono risvegliati circa tre volte più presto di quelli immersi in acqua marina diluita mediante ugual volume d'acqua dolce. *Harpacticus* anabiotici da quattro giorni son stati poi divisi in cinque gruppi a, b, c, d, e; il primo gruppo trattato con acqua marina diluita a 1,020, il secondo con acqua di mare, gli altri rispettivamente con acqua a 1,040, 1,050, 1,070. Nel gruppo d (1,050) non soltanto il risveglio si manifesta più rapido ma la coltura si mantiene più a lungo. Le condizioni meno favorevoli si trovano nel gruppo a; in soluzioni fortemente ipertoniche la sensibilità si mantiene a lungo ma non si hanno risvegli completi.

Risulta inoltre manifesto che le differenze di concentrazione agiscono in senso discendente presso a poco come quelle in senso ascendente sugli

individui normali, determinando cioè mutamenti lievi e transitori per piccoli sbalzi (es. di 0,03 oppure 0,04), mentre effetti cospicui e durevoli si verificano per sbalzi forti (es. di 0,07 oppure 0,08) e che l'optimum pel risveglio, nelle condizioni indicate, si trova al disopra dell' acqua marina e non lungi da 1,050. È interessante notare come anche in natura la densità assunta dall' acqua di fondo della pozza in seguito ad un piovasco che l'aveva diluita la vigilia, dopo un maximum di concentrazione, si aggirasse intorno a 1,050 (1,057; vedi tabella, 31 luglio 13).

## 2. Esperienze sull'azione brusca della concentrazione.

Per meglio conoscere i fenomeni di vita latente ho intrapreso una serie di esperienze dirette ad indagare non l'azione graduale della salinità crescente, ma bensì l'influenza che esercita il passaggio brusco da una densità determinata ad altra superiore. A tal fine ho lasciato evaporare a fuoco lento l'acqua marina e coll' acqua residua, filtrata, ho preparato numerosi saggi d'acqua soprasalata o isolati, oppure in serie progressiva di $^{10}/_{1000}$ in $^{10}/_{1000}$ od anche di $^{2}/_{1000}$ in $^{2}/_{1000}$.

Nelle tabelle alla fine della memoria il lettore troverà riassunti i risultati di queste esperienze per quanto ha riguardo al tempo che i Copepodi impiegano a cadere in letargo. Per dare una rapida idea del fenomeno comincerò a descrivere quello che avviene passando gli *Harpacticus* da una densità marina o poco dissimile dalla marina, per esempio 1,029, ad una densità mediocremente elevata; per esempio 1,090, ed accennerò alla modificazioni che subiscono i fenomeni per squilibri più grandi o più piccoli.

Appena i Copepodi vengono immersi nella soluzione a 1,090, si nota una forte agitazione, seguita subito dopo da un' inversione del fototropismo per la quale vengono tutti a nuotare alla superficie del liquido e dalla parte più illuminata del vaso; qui la loro vivacità scema rapidamente, ancora qualche guizzo e poi, passati poco più di due minuti, cadono tutti sul fondo del cristallizzatore. Per qualche individuo dotato di minore resistenza il salto di concentrazione significa non morte apparente, ma morte reale. È interessante verificare per contro come i più vivaci, anche permanendo in acqua a 1,090, riacquistino dopo qualche tempo la facoltà di reagire o con semplici movimenti degli arti od anche guizzando. Tuttavia l'adattamento alla soluzione ipertonica si palesa imperfetto perchè le alterazioni subite dall' organismo sono state troppo gravi; la vivacità va nuovamente scemando e in capo a qualche giorno sopravviene la immobilità completa e dopo tempo brevissimo la morte.

Se facciamo subire all' *Harpacticus* degli squilibri di densità meno ingenti di quello testè sperimentato vedremo che, diminuendo lo squilibrio, diminuisce anche la tendenza alla inversione del fototropismo e ad assumere lo stato di immobilità. Così per una differenza di circa $^{30}/_{1000}$ nella densità (per esempio da 1,029 a 1, 058) si manifesta appena un debole accenno di fototropismo positivo ed una piccola e passeggera diminuzione di vivacità, per differenze intorno ai $^{45}/_{1000}$ il tropismo positivo è più spiccato e tutti gli individui cadono sul fondo del recipiente, ma trascorse poche ore qualcuno di essi torna a manifestare una attività spontanea, quantunque più debole della normale, non innalzandosi che per breve tratto in seno al liquido.

Se invece sottoponiamo i Copepodi ad uno squilibrio più forte, l'inversione divien più violenta e l'immobilizzazione rapidissima.

Così, trasferendo alcuni individui da 1,028 a 1,200, li vedremo precipitarsi in gruppo compatto verso il punto più illuminato della vaschetta e rimanere immobili dopo 7—8 secondi, colla differenza, rispetto alle esperienze precedenti, che per il forte peso specifico dell'acqua, galleggiano invece di cadere a fondo. Abbandonati in acqua a 1,200, i Copepodi non soltanto non riacquistano spontaneamente la mobilità, ma neppure la facoltà di reagire con movimenti degli arti quando vengano punzecchiati.

In tesi generale si può affermare che nel passaggio improvviso dall'acqua marina all' acqua soprasalata aumentando la differenza di densità fra la prima e la seconda si determini depressione passeggera; vita latente seguita da risveglio completo; vita latente interrotta da risveglio incompleto o passeggero; vita latente non suscettibile di risveglio spontaneo, ma capace di manifestarsi se le condizioni ritornano normali; morte.

La condizione di vita latente si manifesta tanto più rapida quanto più forte è l'eccesso della nuova soluzione sulla primitiva.

Osserverò ancora che le densità elevatissime, tollerate in condizioni di vita latente nella graduale evaporazione dell' acqua, riescono rapidamente mortali se fatte agire in modo brusco. Sperimentando acqua a 1,150 sopra Copepodi provenienti da acqua avente la densità del mare, dopo 40 minuti di permanenza nella soluzione concentrata ne rinacquero 48 sopra 87; a capo di 24 ore non si ottenne più alcuna rivivescenza.

Analogamente certe concentrazioni che permettono mediocre vivacità allorquando sono gradualmente raggiunte in natura, determinano lo stato letargico in pochissimi minuti se vengono fatte agire all' improvviso. Ciò mi ha indotto a ricercare se i Copepodi risentissero per avventura non

già l'effetto di un maximum di concentrazione ma, bensì, entro a certi limiti, determinate differenze di concentrazione.

Raccolti gli *Harpacticus* in pozze già fortemente soprasalate li ho trasportati in acqua di densità superiore; tali esperimenti, sebbene non molto numerosi, mi sembrano sufficienti per concludere che il presupposto era esatto. Così *Harpacticus* trasferiti da 1,045 a 1,090 si sono comportati poco diversamente di altri passati da 1,028 a 1,074. D'altra parte *Harpacticus* trasferiti da 1,066 a 1,110 (differenza 0,044) hanno impiegato, per cadere in anabiosi, tempo doppio di quello richieste da altri, provenienti dalla stessa cultura e passati da 1,028 a 1,110 (differenza 0,082). Com' è naturale, se partiamo da densità vicine alle massime compatibili colla vita attiva, si manifestano, per uguali dislivelli effetti più pronti e più profondi. Lo spostamente del punto che determina l'anabiosi è manifesto anche partendo da acqua salmastra, colla differenza che il cattivo stato fisiologico delle colture allevate in acqua molto diluita rende più difficile il confronto.

### 3. Esperienze con acqua ipotonica.

Era opportuno esaminare come si comportassero gli *Harpacticus* nel processo opposto, cioè nel trasferimento da acqua marina o soprasalata in acqua dolce o salmastra.

Le esperienze vennero eseguite colle stesse precauzioni indicate dianzi ed i risultati sono analoghi a quelli conseguiti coll' acqua concentrata nel senso che si verifica l'anabiosi, e che in certe condizioni si ha pure un risveglio spontaneo e temporario. Ma notevoli differenze si manifestano nell' andamento del fenomeno.

1. Anzitutto squilibri di una certa entità accentuano l'abituale tropismo negativo anzichè invertirlo e i piccoli Copepodi vengono a roteare presso al fondo e dalla parte meno illuminata del recipiente. Siffatte accentuazioni ed inversioni di tropismi per mutata densità sono della stessa natura di quelle recentemente studiate dall' Ewald (1912).

2. L'azione dello squilibrio risulta più incostante di quella osservata per le soluzioni concentrate. Talvolta il trasporto dal mare all' acqua dolce riesce mortale in poche ore; tal' altra i Copepodi si rianno, almeno per qualche tempo, anche dopo aver tollerato uno sbalzo di concentrazione assai più forte, come 1,090—1000.

3. Nell' acqua diluita la vita latente non assume mai la importanza di una condizione fisiologica durevole, ma è soltanto condizione transitoria che precede di poche ore la morte.

4. Se prendiamo le mosse dall' acqua marina che può considerarsi come condizione media e come optimum fisiologico, ci accorgiamo che uno squilibrio uguale produce turbamenti assai più notevoli in senso discendente che non in senso ascendente. Vediamo dalla tabella che il passaggio da 1,030 a 1,000 determina soltanto una lieve e momentanea depressione, mentre il passaggio brusco da 1,030 a 1,000 cagiona sempre depressione fortissima e riesce mortale dopo un tempo più o meno lungo. Partendo dall' acqua salmastra a 1,014 o 1,015, anche una diminuzione di densità inferiore a $^1/_{100}$ ha effetto ben manifesto; più ancora se si parte ad esempio da 1,007. Nel febbraio 1914, Copepodi raccolti nello strato inferiore della pozza avente la densità di 1,015 e collocati in acqua avente la densità dello strato superiore, ossia 1,004, hanno rallentato poco a poco i loro movimenti e sono morti in capo a tre giorni.

Impiegando venti giorni a raggiungere la densità dell' acqua dolce mediante diluizione graduale del liquido di coltura ho potuto mantenere a lungo in vita un certo numero di Copepodi, osservando tuttavia una mortalità abbastanza forte.

Questi dati sperimentali si accordano colle condizioni create dalla natura; per effetto della stratificazione di densità alla quale abbiamo accennato, lo strato inferiore della pozza prosciugata e poi invasa dalla pioggia è sempre un po' salato, perciò non si hanno mai oscillazioni eccessivamente ampie nè molto brusche in senso discendente.

## 4. Interpretazione dei fenomeni e cause che li possono modificare.

Le osservazioni in natura e i dati sperimentali dianzi riferiti bastano a dimostrare che i fenomeni letargici dipendono dalla concentrazione dell' ambiente. Conviene ora esaminare in qual modo agisca la concentrazione e quale influenza eserciti sopra l'organismo. Ognuno sa che le soluzioni ipertoniche sottraggono acqua alla cellula mentre questa ne sottrae alle soluzioni ipotoniche; l'equilibrio osmotico dipende in primo luogo dalla concentrazione molecolare e dalla dissociazione ma può essere modificato da altri fattori ai quali dovremo accennare più innanzi.

L'aspetto microscopico degli animali caduti in morte apparente per azione dell' acqua soprasalata è tale da confermare senz' altro il supposto ch'essi abbiano subito una forte disidratazione. Le Carteria anabiotiche perdono i vacuoli anteriori e si deprimono in varia guisa (Tav. 4, Fig. 8 e 9); talvolta si corrugano più o meno profondamente.

I tessuti dell' *Harpacticus fulvus* diventano opachi, diguisachè l'animale a piccolo ingrandimento ed a luce trasmessa apparisce nerastro ed anche i forti obbiettivi non lasciano scorgere che indistintamente certi particolari anatomici dapprima ben distinti (Tav. 4, Fig. 1—3). Se fissiamo la nostra attenzione sui muscoli dell' addome, vediamo che, nella maggior parte dei casi questi hanno un decorso ondulato; la striatura delle fibre che si disegna evidentissima nell' individuo normale, si fa più o meno indistinta nel letargico o scomparisce del tutto. Invece della striatura normale si vedono alla superficie e sul contorno dei muscoli pieghe irregolari, grinze, strozzamenti (Tav. 4, Fig. 4); queste alterazioni dei tessuti motori bastano a spiegarci la loro sospesa funzionalità. Nell' evaporazione lenta il tegumento dell' *Harpacticus* agisce solidale col corpo; nell' anabiosi determinata da differenze brusche di densità si osservano quà e la piccoli distacchi, notando però come i massimi intervallo non superi 3 $\mu$.

Gli altri animali anabiotici delle pozze subiscono analoghe modificazioni.

La *Pterodina clypeata,* cadendo nello stato di morte apparente, ritrae quanto è possibile il capo ed il piede entro la lorica, la sua trasparenza, scema notevolmente, i limiti che segnano il contorno degli organi nella lorica diventano più appariscenti; con particolare crudezza risaltano i contorni e le granulazioni delle glandole gastriche (Tav. 4, Fig. 5 e 6).

Anche i Protozoi anabiotici diventano più opachi; la *Rhabdostyla harpactici* si contrae in modo da assumere forma sferoidale e in alcuni esemplari il nucleo si rende evidente come se fosse coartato da un fissatore (Tav. 4, Fig. 10 e 11).

È ovvio che l'organismo disidratato diminuisce di volume, mentre l'idratato aumenta, ma è interessante di vedere come si possano effettuare questo aumento e questa diminuzione in animali protetti, come i Copepodi, da un dermascheletro relativamente rigido e resistente, tanto più che una ricerca di questo genere non è mai stata compiuta, per quanto io sappia, neppure sopra animali disidratati per disseccamento.

Paragoniamo individui ipertonizzati passando bruscamente da 1,028 a 1,150 e individui ipotonizzati passando da 1,028 a 1,000 con individui normali; ci accorgiamo (Fig. testo) come siffatte modificazioni dipendano dalla posizione relativa dei somiti sia celafotoracici, sia addominali. Nella soluzione ipertonica i segmenti rientrano l'uno nell' altro come i pezzi di un cannocchiale ed il corpo diventa più corto senza modificare sensibilmente la propria larghezza; questo rientramento è spesso esagerato, dorsalmente, da una flessione in alto dell' addome. In qualche caso il primo segmento

addominale, nella sua parte mediana si nasconde completamente al disotto del cefalotorace. Per contro in acqua dolce le membrane intersegmentali si distendono dimodochè i somiti si allontanano l'uno dall' altro ed il corpo si allunga. La lunghezza del cefalotorace in individui passati dal mare a 1,150 si accorcia di circa un quarto in confronto a quella degli individui normali. Nei cambiamenti di concentrazione lenti, come quelli che si producono in natura il fenomeno è meno cospicuo ma tuttavia molto sensibile, come lo dimostra un' occhiata alla Fig. 3 della Tav. 4.

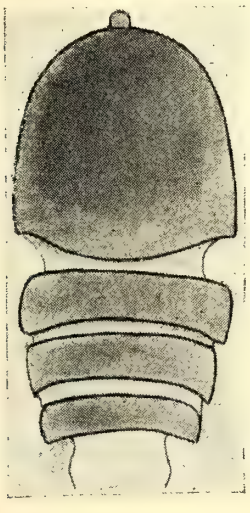


Fig. 1. Cefalotorace di un individuo trasferito da 1,028 a 1,000.

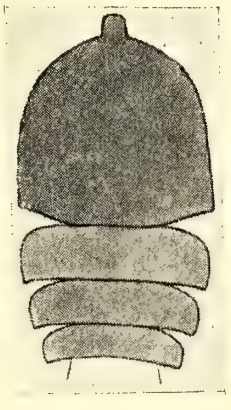


Fig. 2. Cefalotorace di *Harpacticus fulvus* in acqua di mare.

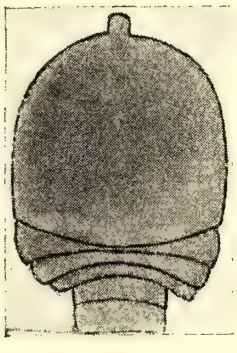


Fig. 3. Cefalotorace di un individuo trasferito da 1,028 a 1,150.

In complesso assistiamo a cambiamenti che si riflettono sull' aspetto microscopico dei tessuti e sullo stato di tensione dei tegumenti, ma non si verifica alcuna formazione di parti nuove, sotto forma di cisti o di altri involucri protettivi.

Sembra necessario domandarsi se, oltre alla densità, anche altre condizioni ambienti possano provocare una condizione tanto prolungata di vita latente come quella che abbiamo studiato nell' *Harpacticus fulvus*, o se almeno possano modificare il fenomeno in maniera molto sensibile.

Prima di tutto dobbiamo esaminare l'azione della luce, tanto più che il Bohn (1905), in alcune sue osservazioni compiute proprio sugli stagni ad *Harpacticus*, accenna a fenomeni di »fatigue lumineuse«.

Secondo il Bohn, una illuminazione forte e prolungata ha per ultima conseguenza una generale depressione dei Copepodi, i quali si raccolgono allora presso al fondo anzichè sparpagliarsi uniformemente per tutta la massa liquida.

Anch' io ho verificato che nel pomeriggio di giornate estive, indipendentemente dalla concentrazione dell' acqua, gli individui che nuotano alla

superficie od a mezz' acqua sono estremamente scarsi in confronto o di quelli che si muovono in vicinanza immediata del fondo.

Però, a giudicarne dagli individui di Quarto, mi sembra che la luce non abbia influenza o ne abbia una del tutto secondaria come agente di depressione. Qualche esperienza in proposito ho fatto esponendo al sole un certo numero di Copepodi entro a piccoli cilindri di vetro (90 mm. di altezza per 45 di diametro). Anche alla fine di una giornata limpidissima di giugno e di luglio gli *Harpacticus* esposti al sole nulla mostravano d'insolito tranne la tendenza a raccogliersi nella parte più bassa del recipiente. Inoltre questa tendenza mi sembra dovuta in più larga misura al solito tropismo negativo che non a tactismi determinati dalla fatica luminosa. Infatti avendo coperto, alla fine di una giornata molto luminosa, uno degli accennati cilindri con carta nera che ne oscurasse completamente la bocca ed i lati per un' altezza di 3 centimetri circa, ho sempre osservato che la maggioranza degli individui lasciava il fondo per salire nella zona protetta dal rivestimento scuro.

In ogni caso appena la coltura venga riportata in condizioni normali di luce, gli *Harpacticus* non tardano a sparpagliarsi uniformemente per tutta la massa del liquido.

Non mi risulta che la temperatura abbia una influenza notevole perchè la condizione dei Copepodi in due cilindri l'uno dei quali per effetto dei raggi solari si mantiene fra 30° e 35°, l'altro fra 20° e 25° con un bagno refrigerante che veniva di ora in ora rinnovato si mantiene presso a poco uguale. Del resto i Copepodi sono molto resistenti alle temperature elevate; mantenuti in larghi cristallizzatori con tenue strato d'acqua ed esposti in pieno al sole li ho visti a tollerare temperature di 39,4° senza soffrirne in apparenza.

Per effetto dell' asfissia gli *Harpacticus* possono cadere in vita latente. Così riunendo sei-sette centinaia di esemplari in una boccetta completamente piena di acqua bollita e tappata ermeticamente, dopo due giorni ho osservato che circa due terzi degli individui giacevano immobili in fondo al vaso. 15 sopra 60 ripresero movimento quando li ebbi inaffiati con acqua di mare ben areata, ma ad ogni modo si tratta di fenomeno passeggero.

Parecchie cause, interne ed esterne, possono influire sui risultati che si ottengono facendo subire agli *Harpacticus* improvvisi mutamenti di concentrazione. La temperatura sebbene nelle condizioni naturali non costituisca di per sè un agente di depressione è importante sotto questo punto di vista. L'aumento di temperatura accelera sia la caduta nello stato di anabiosi, sia il risveglio. Così sono occorsi 15 minuti perchè si manifestasse il primo

guizzo in un gruppo di Copepodi anabiotici trasportati da 1,191 in acqua di mare a 22°, mentre bastarono 7 minuti per osservare il primo risveglio in esemplari della stessa coltura trasferiti in acqua marina a 32°.

In generale si osserva che nella stagione calda i Copepodi dimostrano maggior vitalità e maggior resistenza; l'azione della temperatura poi si rende sopratutto sensibile nelle esperienze di trasporto da acqua marina ad acqua dolce. Nelle esperienze compiute a temperature molto basse si osserva diminuzione graduale della vivacità sino alla morte, mentre nelle esperienze compiute con temperature assai alte (superiori a 25°); si osserva sempre un risveglio spontaneo più o meno accentuato e prolungato. Fra le cause interne bisogna citare in prima linea l'influenza che sui fenomeni anabiotici esercita l'età del Crostaceo. Più volte ho avuto campo di verificare che l'*Harpacticus fulvus* allo stadio di Nauplius resiste molto meno dell' adulto in condizioni di vita latente. Il 31 luglio 1913 le acque della pozza fortemente concentrate vennero diluite da un acquazzone; subito dopo comparvero nelle raccolte scarsi *Harpacticus* a pieno sviluppo od a sviluppo molto avanzato, mentre i primi *Nauplius* non si mostrarono che 12—13 giorni più tardi.

Il fatto è confermato dall' esperienza: venti Nauplius da una parte e venti adulti dall' altra vengono trasferiti dall' acqua di mare all' acqua concentrata a 1,100 e lasciati in quest' ultima circa un'ora. Trasportati quindi in acqua marina, tutti gli adulti rivivono e riprendono vivacità normale, mentre dei venti Nauplius otto non rivivono più. Per quanto concerne il sesso, in più occasioni ho notato che le femmine adulte ovigere sono gli ultimi individui che reagiscano agli stimoli tattili in soluzioni concentrate[1]. Probabilmente il fatto si connette a quei prodotti di ricambio (globuli adiposi colorati e incolori) che si trovano nel tegumento e che nelle femmine (sopratutto all' epoca della deposizione delle uova) sono molto più abbondanti che nei maschi. Può darsi infatti che in tali femmine vi siano sostanze le quali ritardino il processo di disidratazione innalzando la tensione superficiale.

L'*Harpacticus* è poi infestato da uno Sporozoo parassita che qualche volta invade tutto il tegumento; ora si osserva spesso che gli individui molto parassitati non si risvegliano neanche dopo sbalzi moderati di concentrazione. Finalmente ho notato che i Crostacei tenuti per molto tempo in laboratorio, sia per effetto di scarsità d'ossigeno, sia a cagione di prodotti tossici del proprio ricambio sono molto meno resistenti; per questo ho avuto cura di servirmi di esemplari raccolti da poco tempo nelle pozze.

---

[1] Per ora non ho conferma sperimentale del fatto.

Anche l'elemento bacterico non va trascurato nel valutare i fenomeni in questione. I Copepodi possono sopravvivere in piccole raccolte d'acqua, malgrado la temperatura elevata, perchè la percentuale altissima di sali inibisce lo sviluppo di Bacteri i quali potrebbero corrompere l'ambiente e determinare in breve tempo la morte dei Crostacei, non difesi nè da cisti protettrici nè da altro involucro particolare.

La disidratazione ed il conseguenti effetti fisiologici si producono naturalmente con qualunque sostanza che determini uno squilibrio di densità tra l'ambiente esterno ed i fluidi interni del corpo. Ma com' era da prevedere il tempo che impiegano a cadere in letargo e i fenomeni che precedono il cessare dei movimenti possono variare colla natura della sostanza impiegata. In altra occasione mi riserbo di ritornare sull' argomento.

## 5. Importanza generale dei fenomeni.

A parte le Alghe, già ricordate (*Microcoleus* e *Dunaliella*) delle saline di Cagliari, possiamo dire che i fatti sinora esposti siano del tutto nuovi nel campo della biologia animale?

Bisogna distinguere anzitutto le nozioni relative alla graduale influenza della concentrazione salina da quelle che si riferiscono all' azione brusca di questo fattore.

In realtà l'incistamento degli Infusori è una forma di vita latente e quindi l'idea di vita latente per concentrazione sarebbe implicita in quanto da taluni si è già affermato a proposito di questo processo. Anche il Doflein (1911) nel suo trattato ammette che una delle molteplici condizioni sfavorevoli capaci di determinare l'incistamento di certi Protozoi possa essere la concentrazione dell' acqua nelle specie libere e la variazione di concentrazione dei liquidi organici nelle specie parassite; ma non mi consta che alcuno abbia mai studiato in modo particolare la questione.

Qualche cosa che meglio si collega ai risultati da me ottenuti si trova negli studi che trattano della influenza di cambiamenti bruschi di densità. Un riassunto di queste ricerche si trova nel libro del Davenport (1897). L'Autore dopo aver fatto notare come le funzioni di movimento siano più delle altre compromesse da improvvisi aumenti di densità, aggiunge che la cessazione dei movimenti non coincide colla morte, poichè se la concentrazione abnorme non ha agito per un tempo troppo lungo, i movimenti si ristabiliscono una volta che l'organismo venga trasferito nel suo ambiente primitivo.

Notiamo però due cose: secondo i risultati riferiti dal Davenport e confermati negli studi faunistico-biologici del Ferronnière (1901), l'animale non si risveglia se non vien riportato in condizioni normali, mentre per un meccanismo di adattamento forse peculiare agli abitatori delle pozze si produce un risveglio entro a certi limiti, anche se perdurano le condizioni anormali. Finalmente lo stato particolare di rigidità (density rigor) indotto dalla concentrazione vien descritto dal Davenport come episodio passeggero e non come condizione che si possa prolungare per un certo numero di giorni e meritare quindi il nome di un vero stato anabiotico.

Conviene ora procedere ad un breve confronto fra la vita latente per concentrazione e le altre forme di vita latente che han richiamato sinora l'attenzione dei biologi. Se ci limitiamo alle forme di vita latente che si producono spontanee in natura mi pare si possano distinguere quelle che appariscono direttamente connesse al variare di una condizione fisica da altre la cui natura apparisce molto più complessa. Le prime sono molto diffuse nei Protisti e negli Invertebrati, ove, per quanto mi è noto le cause determinanti risiedono nella temperatura e nel grado di umidità. Per contro altre forme letargiche, come il letargo dei Mammiferi, sono fenomeni assai complicati e acquistano il valore di un ritmo vitale secondo una delle interpretazione più in voga e perfino di un istinto secondo un altro modo di vedere, che mi sembra meno attendibile. Il fattore temperatura, se ha grande importanza nella genesi del letargo, non basta da solo a provocarlo, richiedendosi a tal uopo un complesso di condizioni favorevoli (vedi Polimanti, 1913).

La vita latente secondo il primo tipo è la sola che ci interessi in questo momento. Per quanto concerne l'azione delle basse temperature è noto che Invertebrati diversi e persino Vertebrati inferiori possono rimanere imprigionati entro ad un pezzo di ghiaccio e rimaner congelati in condizioni di morte apparente dalla quale possono tuttavia riaversi quando il ghiaccio venga liquefatto, purchè si usi la cautela d'innalzare la temperatura molto lentamente.

Passando alla vita latente per disseccamento potremmo citare in proposito una letteratura abbastanza ricca. Dopo le classiche esperienze del Leuwenhoek sulla revivescenza dei Tardigradi e dello Spallanzani sui Rotiferi, il fatto venne confermato per organismi appartenenti ai gruppi più disparati del regno animale e vegetale, cominciando dagli Infusori e dai Mixomiceti e giungendo fino ai Dipnoi delle paludi americane. Fin dal 1894 il Giard con rapida sintesi comprese tutti i fenomeni di questa natura sotto il nome di anidrobiosi ed espresse l'opinione, a mio parere

giustificata, che anche nel sonno estivo e nel sonno invernale, attribuiti piuttosto all' azione della temperatura, i fenomeni di disidratazione abbiano una parte preponderante. Come esempio di prolungata resistenza in condizioni anidrobiotiche, cita fra gli altri quello di un Protofita; il *Chlamydococcus pluvialis*, le cui cisti disseccate sulle pareti di un vaso, si mantennero vitali per otto anni.

Fra le contribuzioni posteriori a quella del Giard sono degne di particolare menzione quelle del Nussbaum (1885, 1897), il quale trova che il risveglio è più lento in Infusori da lungo tempo disseccati che in altri nei quali la condizione di disseccamento si è prodotta da breve tempo e ricorda come al Weissmann fosse riuscito di far sviluppare mediante immersione in acqua dolce uova di *Artemia* disseccate da nove anni. D'altra parte, secondo il Noc (1914) la vitalità degli stadi durevoli di Protozoi si conserva va generalmente più a lungo in stadi umidi che non in sedimenti essiccati.

Sarebbe interessante per la fisiologia generale investigare se la vita latente per disseccamento differisca da quella per concentrazione dal punto di vista del grado al quale è spinta la sottrazione d'acqua.

Nella anabiosi per disseccamento non mi risulta che la questione sia stata trattata con metodo comparativo, ma i fatti conosciuti permettono qualche induzione. È vero che i reperti sperimentali più suggestivi sono stati ottenuti mediante completo essiccamento, col concorso del vuoto e del freddo sino a —250° (Becquerel, 1914) ma probabilmente la serie degli organismi anabiotici in natura presenta tutti i termini di passaggio da una disidratazione moderata ad un essiccamento completo, come pure fra vita rallentata e vita letteralmente sospesa; tutto fa credere che, almeno nella maggior parte dei casi, venga conservato un tenue residuo d'acqua dal quale l'organismo si libera assai più difficilmente che non dalla prima e maggiore porzione; ciò d' altronde si accorda con quanto c'insegna la chimica fisica relativamente alla disidratazione dei colloidi.

Nel caso nostro sarebbe improprio il discorrere di »anidrobiosi« dal momento che gli organismi vivono in una soluzione la quale, per quanto concentrata, è pur sempre una soluzione acquosa.

Sembra corrispondano alla necessità di conservare l'acqua residua gli involucri protettivi di cui si muniscono molti organismi all' atto del disseccamento e che debbono qui richiamare la nostra attenzione perchè costituiscono la differenza più importante tra le due forme di vita latente. Nell' anidrobiosi gli organismi si circondano molto spesso di una cisti o per lo meno di uno straterello di muco o chiudono il guscio con un opercolo; per contro gli abitatori delle pozze non si fabbricano alcuna protezione speciale.

Ho voluto sperimentare se organismi i quali presentano al più alto grado la vita latente per concentrazione fossero anche anidrobiotici nel senso del Giard. A tal uopo ho messo da parte un certo numero di *Harpacticus* rimasti a secco sul fondo di una pozza. Qui non v'era più acqua visibile, ma lo straterello di fanghiglia sul quale riposavano, o dove erano parzialmente immersi i Copepodi era ancora leggermente pastoso e il dermascheletro dei piccoli Crostacei aveva ancora quella special lucentezza che rivela un certo grado, sebbene tenue, di umidità. Lasciati in laboratorio a riparo dal sole, i Copepodi rivissero ancora abbastanza numerosi 24 ore dopo la raccolta, mentre le rivivescenze furon poche nel secondo giorno, pochissime nel terzo e nulle nel quarto.

In una seconda esperienza numerosi *Harpacticus*, raccolti presso a poco nelle medesime condizioni, si riebbero in 50 circa sopra oltre 300 a capo di un giorno; il terzo giorno l'immersione in acqua marina non potè richiamarne in vita alcuno.

Malgrado ripetuti tentativi non son riuscito ad osservare rivivescenze in quei Copepodi che rimangono imprigionati tra i cristalli di sale dopo precipitazione completa del contenuto salino e il risultato si è mantenuto negativo anche variando la concentrazione dell' acqua colla quale tentavo il risveglio; adoperando cioè acqua dolce, acqua marina diluita con ugual volume d'acqua dolce, acqua marina, acqua soprasalata. L'accennata condizione riesce dunque fatale anche nel corso di poche ore.

È lecito dunque concludere, almeno nei riguardi dell' *Harpacticus fulvus*, che gli organismi adattati alla disidratazione per concentrazione non lo sono, in grado particolarmente elevato, alla disidratazione per essiccamento.

## IV. Notizie etologiche sugli *Ochtebius* delle pozze.

Accanto agli organismi soggetti a vita latente ne ho citati altri che non reagiscono nella stessa maniera all' innalzamento della concentrazione, sebbene si manifestino in alto grado eurialini. Mi è parso interessante di studiare un poco questa differenza in relazione con altre particolarità morfologiche ed etologiche degli Insetti, poichè appunto d'Insetti si parla.

Quando la densità si avvicina al massimo vitale, le larve di *Trichocladius* e quelle di *Culex* diventano meno vivaci ed ai periodi di movimento s'intercalano pause sempre più lunghe, durante le quali sembra che l'animale si irrigidisca; l'immobilità completa e la morte seguono a breve intervallo. Il tegumento delle larve si mostra depresso ed anche più o meno corrugato

in senso longitudinale. È d'uopo aggiungere, fra parentesi, che la morte delle larve non turba la compagine biologica della pozzanghera perchè, appena l'acqua vien diluita da un acquazzone, le femmine alate depongono altre uova da cui nuove larve non tardano a sgusciare. Per quanto concerne gli *Ochtebius* era logico prevedere che questi Coloetteri traessero profitto dalla loro esistenza amfibia per sottrarsi a condizioni critiche d'ambiente; ma le condizioni in cui si verifica il fatto mi sembravano degne di esame; per questo ho avuto cura di osservarli in varie stagioni e di raccogliere qualche dato intorno alla loro etologia. Quanto sto per esporre si riferisce ad entrambe le specie di *Ochtebius* ricordate.

L'*Ochtebius*, sebbene acquaiolo, non è capace di nuotare.

Comunemente cammina sulle pareti o sul fondo della pozza, preferendo le pareti verticali o leggermente inclinate e le profondità non superiori ad una quindicina di centimetri. Dopo aver girovagato sulla roccia per un tempo più o meno lungo se ne stacca d'un tratto e sale rapidamente a galla voltandosi durante l'ascesa col ventre in alto. Giunto alla superficie si irrigidisce per brevi istanti, poi si mette in moto camminando sulla superficie interna del velo superficiale. Gli *Ochtebius* traggono adunque profitto della tensione superficiale colla medesima tecnica messa in opera da certi Cladoceri del plancton, ad esempio la *Scapholeberis arcuata* (vedi Steuer, 1910) e colla tecnica inversa a quella delle notissime *Hydrometra*, *Velia*, *Gerris* delle acque dolci. La posizione supina del corpo è determinata da una bolla d'aria mantenuta aderente al corpo dai peli addominali (Tav. 5, Fig. 15); la leggerezza specifica dovuta alla bolla d'aria e la incapacità al nuoto fanno sì che l'Insetto non possa dalla superficie discendere al fondo direttamente, ma sia costretto a raggiungere la parete rocciosa; infatti i Coleotteri, appena saliti a galla, si dirigono in linea retta verso il margine della pozzanghera; quivi giunti si rivoltano in posizione normale e ricominciano a camminare sulla roccia.

D'inverno, quando la temperatura delle pozze discende a tre o quattro gradi sopra zero, sono poco attivi e se ne stanno rintanati; ne ho ritrovati parecchi, mezzo intorpiditi, nella fanghiglia del fondo. A temperature di 7—8° si vedono talvolta numerosi, tuttavia i loro movimenti sono assai tardi e lunghi gli intervalli tra un' ascesa e la successiva. Nelle giornate più rigide di Gennaio ho potuto contare talvolta 15—20 minuti senza salite in superficie nè immersioni; mentre in fine di maggio ho visto decorrere da un minuto e mezzo a due e mezzo tra due ascese consecutive dello stesso individuo.

A salinità prossima al massimo vitale gli *Ochtebius* appariscono ancora normali nei loro movimenti. La concentrazione dell' ambiente determina

tuttavia una differenza nel modo di comportarsi di fronte al prosciugamento delle pozze. Quando al principio di un periodo continuato di evaporazione l'acqua è salmastra ed in piccola quantità (e vengono quindi raggiunte densità molto alte soltanto per brevissimo tempo) si trovano *Ochtebius* che non hanno abbandonato il cavo della rupe, ma si son rifugiati nelle fessure o sotto alle pietre dove si è mantenuta una traccia di umidità.

Ho veduto anche sopravvivere, quasi all' asciutto, parecchie larve di *Ochtebius* ravvolte su sè stesse entro a piccole nicchie scavate nella fanghiglia; in questo rifugio si compie senza dubbio il processo della ninfosi. Le larve e le ninfe debbono in gran parte giungere a salvamento perchè nelle stagioni intermedie la pioggia o l'invasione delle onde non si fanno mai aspettare troppo a lungo.

Male si orienta l'*Ochtebius* camminando sulla roccia; assai meglio gli serve il volo ed è opportuno il notare come l'attitudine al volo si sviluppi specialmente nel periodo dell' anno in cui le pozze a tipo marino van soggette alle più forti concentrazioni. Sebbene riesca difficile di sorvegliare con una certa continuità Coleotteri che hanno appena due millimetri di lunghezza, mi è stato possibile il seguirne qualcuno e ciò basta per dimostrare quanto dianzi affermavo.

Togliamo dalla pozza un *Ochtebius* ed, asciugatolo rapidamente con carta bibula, osserviamo come si comporta per ritornare alla sua dimora abituale.

Siamo nella stagione fredda? Allora il Coleottero, dopo essere rimasto per qualche tempo immobile si mette in moto camminando, e il cammino seguito dipende dal contrasto che si palesa tra l'istinto del ritorno all'acqua ed un altro istinto in virtù del quale il Coleottero, se trova uno fessura o semplicemente un' anfrattuosità del terreno, si ferma più o meno a lungo e poi vi s'introduce e vi si trattiene più o meno a lungo.

Soltanto se la distanza dal pelo dell' acqua alla quale l'Insetto è stato collocato non supera 10 o 15 centimetri le fermate sono assai brevi e la direzione assunta è subito la migliore.

Se la distanza è maggiore molte volte l'Insetto s'incammina per una direzione opposta alla buona; ho ricevuto l'impressione che si lasci guidare unicamente dalle anfrattuosità del terreno e che prenda la via giusta soltanto quando il caso lo porta molto vicino al pelo dell' acqua. Ho veduto alcuni individui introdursi in cavità e più non uscire per quanto m'indugiassi ad aspettarli. Uno dopo pochi passi ha cessato di muoversi ed ho potuto verificare che era morto.

Quando la stagione è tepida i Coleotteri cominciano a fare uso delle ali; così il 23 marzo 1912, con acqua ed aria a 19°, di quattro *Ochtebius* uno raggiunse l'acqua direttamente, un altro si nascose in una buca e lo perdetti di vista; gli altri due, dopo alcuni tentativi infruttuosi per spiegare le ali si innalzarono a volo descrivendo una linea ondulata, uno di essi discese nel centro della pozzanghera; l'altro si sottrasse alla vista. In principio d'estate, quando l'aria e l'acqua, scaldate dal sole, misurano spesso più di 25°, gli *Ochtebius*, tolti dall' acqua non fanno uso delle zampe per ritornarvi se non da brevissima distanza.

Così in una esperienza compiuta il 18 giugno (temperatura 24° per l'acqua e per l'aria), sopra 5 individui collocati a 5 cm. di distanza uno soltanto spiccò il volo; gli altri quattro raggiunsero la pozza camminando. Sopra cinque altri collocati a 10 cm. di distanza, tre presero il volo e due soltanto si valsero delle zampe. Tutti gli *Ochtebius* collocati a 30—40 cm. di distanza, dopo aver camminato per qualche istante, spesso in direzione opposta a quella della pozza, si levarono a volo.

Mi riusci di seguire coll' occhio alcuni individui che, dopo aver spiccato il volo, descrissero un' ampia curva e ricaddero nella pozza dalla quale erano stati tolti o in altra vicina. Uno che era venuto a posarsi sulla roccia a breve distanza con un secondo volo raggiunse la meta. Che durante la stagione calda il Coleottero faccia uso delle ali anche se non vi è costretto da concentrazione troppo alta, mi risulterebbe dal fatto che due volte ho veduto giungere a volo degli Ochtebius e posarsi in riva ai piccoli stagni, anche in periodi d'acqua diluita.

L'attitudine a mutar sede col volo è dunque massima nel periodo in cui la concentrazione ed il prosciugamento tendono a compromettere l'esistenza del piccolo Coleottero.

Le larve dell' *Ochtebius* menano vita prettamente acquatica e respirano per mezzo di un paio di branchie tracheali che si trovano all' estremità posteriore del corpo.

Conviene ora ricercare quale differenza d'ordine generale si possa riconoscere tra gli animali che cadono in anabiosi e quelli che non presentano questa particolarità etologica. Il fatto di cui bisogna tener conto è sopratutto la natura del tegumento. Osserverò a questo proposito che tra le specie letargiche non soltanto i Protisti ed i Rotiferi ma anche l'*Harpacticus fulvus* possiede tegumenti sottili che non ritardano se non di pochi istanti l'azione dei veleni. L'*Harpacticus* immerso in una soluzione 10% di sublimato corrosivo nell' acqua di mare, muore in 3—4 secondi. Per contro negli Insetti non soltanto il tipo diverso del sistema

respiratorio ma anche la struttura del robusto integumento determinano un' azione assai più lenta del liquido ambiente.

Di due larve di *Culex* poste in soluzione di sublimato corrosivo 10% l'una cessò di vivere dopo 31 minuti, l'altra dopo 36. Di due larve di *Trichocladius* una morì dopo 9 minuti; l'altra dopo 10. L'*Ochtebius* adulto resiste più a lungo; i suoi movimenti non si rallentano sensibilmente che dopo 7—8 minuti e la morte non sopravviene, in 6 individui sperimentati, che dopo 32—35 minuti.

La soluzione concentrata di acido picrico lo uccide in 40—50 minuti (esperienza su tre individui) nella soluzione di cloruro sodico 30% può sopravvivere 24 ore. Le larve di *Ochtebius* s'irrigidiscono e cessano di vivere, in sublimato 10%, dopo un periodo di tempo variabile da 5 a 7 minuti.

Parallela a questa differenza nel modo di comportarsi coi veleni è la diversa facilità colla quale vengono assorbite colorazioni vitali.

In soluzioni deboli di rosso neutro gli *Harpacticus*, in capo a due giorni sono abbondantemente penetrati dal colore che si deposita sotto forma di granuli in ogni parte del corpo; persino nella cavità delle antenne.

Nelle larve di *Trichocladius*, dopo 48 ore di soggiorno in acqua marina, apparisce soltanto qualche granulo rosso nelle antenne; in quelle trasferite in acqua dolce la penetrazione è evidente ma limitata ai primi cinque segmenti addominali, dove la fa riconoscere una tinta violetta del corpo adiposo dovuta alla combinazione del pigmento azzurro di questo tessuto col rosso del colorante.

Gli *Ochtebius*, anche in capo ad una settimana, non mostrano, quando vengano dissecati, alcuna traccia di colorazione negli organi interni. In capo a dieci giorni hanno l'intestino anteriore con qualche strisciolina rosea e l'intestino medio uniformemente colorato in roseo pallido ma l'assorbimento può essere avvenuto per bocca; difatti la muscolatura non ha colore. La tinta dell' intestino è più intensa negli individui conservati nella propria acqua (1,040) che non in quelli trasferiti da 1,040 a 1,015.

## V. Riassunto e conclusioni.

I.

Abbondano lungo la scogliera ligustica piccole raccolte d'acqua, situate al disopra del livello dell' alta marea e soggette a condizioni svariatissime di salinità e di temperatura.

La pozza metodicamente esplorata onde servire di base alle mie ricerche presenta durante la stagione temperata e fredda oscillazioni

limitate di densità e media presso a poco uguale alla marina, mentre nella stagione calda si può passare nel corso di pochi giorni dall' acqua quasi dolce ai massimi di densità ed al prosciugamento.

La faunula di queste pozze si compone: 1. Di un certo numero di Infusori e di Rotiferi, frequentatori abituali delle pozze ma che compariscono tuttavia ad intervalli variabili secondo la specie considerata. In grande maggioranza si tratta di specie comuni al mare ed all' acqua dolce, oppure di specie marine. 2. Di un piccolo numero di specie abitatrici costanti (almeno nei limiti estremamente estesi della loro tolleranza alla salinità) in maggioranza peculiari all' ambiente sopramarino e variate dal punto di vista della distribuzione ambientale del genere a cui appartengono.

Le specie della prima categoria, pur essendo eurialine in grado notevole, non dimostrano una resistenza straordinariamente alta alla densità, poichè le ultime scompariscono a 1,1 o poco più.

Le specie della seconda categoria, senza dimostrare come l'*Artemia salina* un adattamento specifico alle concentrazioni elevate, sono tutte eurialine ed anche euriterme in sommo grado, ma nel reagire alla concentrazione salina non si comportano tutte nello stesso modo:

Alcune specie fornite di tegumenti sottili e permeabili van soggette ad una forma speciale di anabiosi per la quale s'immobilizzano a densità variabili da 1,125 a 1,160 e in queste condizioni possono sopportare concentrazione ulteriore dell' ambiente e persino la massima per un tempo breve; concentrazioni non molto lontane dalla massima per un tempo assai più lungo (Cloroficee, Flagellati ed *Harpacticus fulvus*), riacquistando poi le funzioni normali quando l'ambiente venga diluito. L'Infusorio commensale *Rhabdostyla harpactici* ed il Rotifero *Pterodina clypeata*, i quali non tollerano densità cosi alte, cadono e possono vivere per qualche tempo in anabiosi a concentrazioni più moderate.

Per contro altre specie fornite di tegumenti spessi ed assai meno permeabili e tutte riferibili alla classe degli Insetti, muoiono a densità dello stesso ordine di quelle che determinano la vita latente nei Flagellati e nell' *Harpacticus* (da 1,130 a 1,160), eccezione fatta per la larva di *Ochtebius*, la cui resistenza si rivela maggiore.

Ad ogni modo la vita latente per concentrazione deve considerarsi come fenomeno generale.

Ogni facies dell' ambiente marino presenta dal punto di vista etologico le sue note caratteristiche in relazione colle condizioni ambienti. Ora si può affermare che l' anabiosi osmotica sia la particolarità biologica più notevole e più tipica per gli organismi che si rinvengono in questa facies

della zona sopramarina, certo non meno tipica (per citare un solo esempio), dei colori e dei tactismi che assumono gli Isopodi viridescenti nelle praterie di *Posidonia*. Discorrendo di particolarità biologiche in relazione coll' ambiente non intendo affermare ciò che taluno senz' altro concluderebbere, che si tratti di adattamento difensivo. Senza dubbio è difesa la resistenza alle concentrazioni elevate, ma il sopportare queste concentrazioni in vita latente piuttosto che in vita attiva è necessità fisiologica che non ha probabilmente alcuna influenza sulla protezione della specie.

## II.

Le esperienze compiute sulla vita latente per concentrazione salina mi hanno condotto ai seguenti risultati:

Trasferendo individui immobili di *Harpacticus* in acqua marina (temperatura estiva) un risveglio completo dallo stato anabiotico può ottenersi ancora dopo tre settimane; risveglio incompleto dopo un mese dall'inizio della vita latente.

Il numero degli individui che rivivono è tanto più scarso e il tempo che impiegano a rivivere tanto più lungo quanto maggiore è stata la durata della vita latente e quanto più piccola la differenza tra la concentrazione che determina la vita latente e la concentrazione massima dell' acqua, questa (nella accennate condizioni di temperatura) non vien tollerata dall' *Harpacticus* che per un paio di giorni.

Se facciamo passare all' improvviso i Copepodi da acqua marina ad acqua soprasalata si osservano alcuni fatti degni di nota: Confrontando tra di loro i saggi eseguiti con squilibri sempre più forti, si verifica una gradazione continua di fenomeni che si può riassumere come segue: depressione passeggera, vita latente con risveglio spontaneo e completo, vita latente con risveglio spontaneo e incompleto; vita latente da cui l'animale non si risveglia se non cessano le condizioni anormali di densità[1]. Questo risveglio spontaneo che si produce dopo bruschi mutamenti di densità, in un senso o nell' altro, è fenomeno interessante che meriterebbe uno studio speciale. La prontezza con cui gli *Harpacticus* cadono in letargo, la lentezza del risveglio, il numero degli individui incapaci di riaversi; l'energia di alcuni fenomeni concomitanti (es. inversione del fototropismo) sono tanto più grandi quanto più grande è lo squilibrio di densità.

Partendo dalla densità optimum basta a produrre la vita latente uno squilibrio di densità pari a circa metà di quello che la determina in natura per evaporazione lenta delle pozze; variando le concentrazioni

[1] L'organismo reagirebbe fabbricando sostanze che modificano l'equilibrio osmotico?

iniziali si verifica che l'*Harpacticus* non reagisce ad un determinato massimo, ma, entro a certi limiti, ad una determinata differenza di densità.

L'acqua ipotonica è tollerata meno bene delle ipertonica e la vita latente determinata da brusche diminuzioni di concentrazione non si protrae oltre a poche ore; in generale non riprendono più vita quei Copepodi che non si sono risvegliati spontaneamente.

I segmenti del dermascheletro, funzionando come i pezzi di un cannocchiale, rendono possibili gli aumenti e le diminuzioni di lunghezza richiesti dal diverso stato di idratazione del corpo.

Fra le cause che modificano l'andamento dei fenomeni descritti una delle più importanti è lo stadio di sviluppo; i Nauplius resistono meno degli adulti.

Oltre alla differenza etologica tra animali letargici ed Insetti bisogna considerare la facilità colla quale gli Insetti cambiano sede, sia perchè l'adulto è alato e volatore (*Trichocladius*, *Culex*), sia perchè l'adulto, sebbene acquaiolo, spiega maggior attitudine a cambiare di pozza nella stagione calda quando la sua esistenza viene minacciata dalle concentrazioni molto alte e dal prosciugamento (*Ochtebius*).

La vita latente per concentrazione ha per base, come l'anidrobiosi del Giard, la disidratazione della cellula, pure le specie adattate alla disidratazione per osmosi non lo sono o lo sono in grado molto tenue alla disidratazione per evaporazione; molto probabilmente questo fatto va messo in relazione colla mancanza di involucri protettivi osservata nelle specie letargiche delle pozze.

Seguendo le tracce dell' Arrhenius noi potremmo concepire germi in vita latente vaganti dall' uno all' altro pianeta, oppure contentarci, col Becquerel, di meditare intorno alla sopravvivenza dei germi anabiotici in un lontano avvenire, quando il vuoto, il freddo e la siccità avranno spento sulla terra ogni traccia di vita manifesta.

Quel che mi ha insegnato il piccolo *Harpacticus fulvus* è ben lungo dal consentire visioni tanto grandiose. Mi appaga tuttavia l'aver conosciuto nuove circostanze in cui le funzioni animali vengon sospese e non distrutte per sottrazione d'acqua e spero con ciò d'aver portato un modesto contributo a quei risultati, mercè i quali appariscono sempre più estese ai nostri occhi le possibilità meravigliose della Vita.

Adempio al dovere di ringraziare gli specialisti che mi hanno determinato le specie citate nel capitolo II; nonchè il prof. V. Grandis, direttore dell' Istituto Fisiologico di Genova, per l'aiuto prestatomi in alcune analisi di acqua.

## VI. Appendice (Cenni descrittivi sopra gli Infusori citati come nuovi).

L'Infusorio olotrico *Urotricha salina* (Tav. 5, Fig. 12) si distingue dalle altre *Urotricha* finora descritte sopra tutto pel citofaringe largo e corto armato di bastoncini molto tenui e delicati, che si riuniscono posteriormente in un fascio. Il corpo, ovale, si attenua leggermente alla estremità posteriore, ov'è situato il vacuolo contrattile. Le ciglia sono lunghe e rade; un po' più fitte in un' area ristretta attorno alla bocca; il macronucleo è unico e sferico. Esiste una sola setola terminale. La lunghezza media del corpo è di 40 $\mu$.

L'Infusorio ipotrico *Uroleptus retusus* (Tav. 5, Fig. 13) è distinto dai congeneri pel corpo arrotondato posteriormente anzichè prolungato in una appendice; più ancora pel numero dei cirri frontali che ammontano a cinque. In molti esemplari il corpo presenta una piega sigmoide più o meno accentuata. Il peristoma occupa circa un terzo della superficie ventrale. Delle quattro serie di cirri che armano questa superficie la più potente, partendo dal margine destro del corpo, è la terza; il macronucleo è duplice.

La lunghezza degli esemplari misurati varia da 120 a 140 $\mu$.

L'Infusorio peritrico *Rhabdostyla harpactici* (Tav. 4, Fig. 10), sebbene si riscontri sempre in gruppi più o meno numerosi, non presenta mai più di un individuo sullo stesso peduncolo (carattere differenziale fra *Rhabdostyla* ed *Epistylis*).

Il suo principale carattere è il grande calibro del peduncolo avente larghezza pari ad un terzo circa del corpo, e lunghezza pari a quella del corpo. Quando è completamente esteso, questo si attenua alla bocca e presenta il massimo rigonfiamento verso la metà. Il citofaringe ha lunghezza pressochè doppia del vestibolo. La cuticola è striata, tranne che nella parte basale; questa, al limite tra corpo e peduncolo, si differenzia in una strisciolina più rifrangente. Il macronucleo la forma di bastoncello cilindrico, più o meno incurvato.

La lunghezza del corpo, in estensione completa è di 19—30 $\mu$. L'Infusorio vive sul corpo, e sopratutto al disopra della bocca del Copepodo *Harpacticus fulvus*.

## VII. Tabella delle osservazioni periodiche[1].

### Inverno 1912.

| Num. d'ordine | Data | Ora | Temperatura della pozzanghera | Densità | Invasione della pozzanghera da parte del mare o dell'acqua piovana[2] | Organismi microscopici | Fauna macroscopica |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 24/XII | 15 | 13,4° | 1,013 | | Flagellati (spec. *Cryptomonas*), *Diglena*, *Pterodina* | Pochissimi *Harpacticus*, *Ochtebius* (adulti e larve) |
| 2 | 26/XII | 10 | 11,6° | 1,011 | pioggia | Flagellati (spec. *Cryptomonas*), *Diglena*, *Pterodina*. | Pochissimi *Harpacticus*, *Ochtebius* (adulti ed una larva) |
| 3 | 28/XII | 16 | 13,1° | 1,028 | mare | — — | *Harpacticus* in forte aumento, *Ochtebius*, larve di *Chironomus* |
| 4 | 3/I | 15 | 13,4° | 1,026 | pioggia | — — | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 5 | 7/I | 15 | 11,2° | 1,028 | — | — — | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 6 | 8/I | 15 | 9,9° | 1,030 | — | — — | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 7 | 11/I | 15 | 7,1° | 1,031 | — | — — | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 8 | 14/I | 15 | 10,6° | 1,031 | pioggia | — — | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 9 | 18/I | 15 | 12,6° | 1,026 | pioggia | Flagellati (spec. *Cryptomonas*), poche *Diglena* | Pochi *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 10 | 21/I | 15 | 14,1° | 1,024 | pioggia | Pochissimi Flagellati nei detriti del fondo | Non si vede fauna macroscopica |
| 11 | 23/II | 16 | 12,3° | 1,031 | mare | Pochi Flagellati, *Discorbina*, *Planorbulina*, poche *Pterodina* e *Diglena* | Pochi *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 12 | 28/I | 15 | 9,3° | 1,030 | pioggia | Flagellati (spec. *Cryptomonas*), poche *Diglena* e *Pterodina* | Pochi *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 13 | 30/I | 15 | 8,4° | 1,026 | pioggia | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Nassula*, *Diglena* | *Harpacticus* in diminuzione, larve di *Trichocladius* |
| 14 | 1/II | 15 | 7,7° | 1,024 | pioggia | *Carteria*, poche *Cryptomonas*, *Diglena* | — — |
| 15 | 2/II | 15 | 8,3° | 1,019 | mare, pioggia | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Diglena* | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 16 | 8/II | 15 | 13,9° | 1,024 | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Diglena*, *Pterodina* | *Harpacticus*, *Ochtebius* |
| 17 | 6/II | 14 | 11,2° | 1,023 | pioggia | Pochissime *Carteria*, *Cryptomonas*, *Lacrymaria*, *Diglena*, *Pterodina* | *Harpacticus*, *Ochtebius* |
| 18 | 8/II | 15 | 12,5° | 1;018 | — | — — | *Harpacticus*, molti *Ochtebius* |

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 19 | 11/II | 15 | 14,5° | 1,022 | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Diglena* (2—3 p. vetrino), *Pterodina* (1 in 3 prep.) | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 20 | 13/II | 15 | 13,9° | 1,023 | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Amoeba*, *Diglena* (2—3 p. vetrino), *Pterodina*. | *Harpacticus*, *Ochtebius* (adulti ed una larva), larve di *Trichocladius* |
| 21 | 15/II | 15 | 11,28 | 1,025 | — | — — | *Harpacticus* in diminuzione, pochi *Ochtebius* |
| 22 | 17/II | 14 | 5,7° | 1,030 | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Diglena* (2 es. p. vetrino) | Pochi *Harpacticus* |
| 23 | 19/II | 15 | 5,5° | 1,035 | — | *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Diglena*, *Pterodina* (un es. in 3 prep.) | *Pochi Harpacticus* |
| 24 | 22/II | 15 | 10,6° | 1,036 | nevischio | *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Lionotus*, *Diglena*, *Pterodina* | Pochi *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 25 | 27/II | 16 | 8,4° | 1,038 | pioggia | *Cryptomonas*, *Diglena*, *Pterodina* | *Harpacticus* in aumento, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 26 | 1/III | 16 | 15,3° | 1,039 | — | — — | *Harpacticus*, molti *Ochtebius* |
| 27 | 4/III | 14 | 14,4° | 1,047 | — | *Carteria*, *Cryptomonas* | *Harpacticus*, molti *Ochtebius* |
| 28 | 6/III | 14 | 17,2° | 1,051 | — | Moltissime *Cryptomonas*, *Diglena* (un es.), *Pterodina* | *Harpacticus* quasi tutti morti (uno, solo vivente nel bicchiere), molti *Ochtebius* |
| 29 | 8/III | 16 | 13,2° | 1,058 | — | — — | Pochissimi *Harpacticus* viventi, *Ochtebius* |
| 30 | 8/III | 16 | 8,9° | 1,023 | pioggia, grandine | Moltissime *Cryptomonas*, *Pterodina* | Pochi *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 31 | 11/III | 12 | 16° | 1,022 | — | — — | — — |

[1] Avvertenze: Ricordo che le densità misurate sono riportate tali e quali senza riduzione ad una temperatura prestabilita.

Oltre alle avvertenze generali date nel primo capitolo, occorre premettere che, per brevità, le specie sono indicate in questo prospetto col solo nome generico, salvo nel caso in cui compariscono due specie diverse del medesimo genere. Pel nome specifico bisogna quindi riferirsi al capitolo II. Non ho tenuto conto dell' Infusorio *Rhabdostyla harpactici* poichè quasi in ogni saggio si trovano individui di *Harpacticus fulvus*, che ne portano qualche esemplare. Lo studio sistematico degli Infusori comincia soltanto col mese di giugno 1913.

Gli aggettivi »molto«, »poco«, »pochissimo«, hanno un significato relativo, sebbene molto grossolano. Cloroficee e Flagellati sono pochissimi quando facendo passare la preparazione capitano sott' occhio dei campi di vista senza nessun esemplare; pochi quando in un campo di vista non superano la diecina, se non vi sono indicazioni speciali si tratta di qualche diecina, e di parecchie centinaia ove si parla di molti. Per quanto concerne gli Infusori, se non si leggono indicazioni numeriche in contrario, si tratta di qualche individuo in tutte le preparazioni e non ve n'ha più di una diecina in ciascuna di queste.

Per i Rotiferi il numero approssimativo è generalmente indicato.

Se filtrando col filtro di Cori passato sul fondo della pozza si raccoglie qualche migliaio di *Harpacticus* uso l'indicazione »molti«; nessuna indicazione se ven'ha da un centinaio ad un migliaio, pochi per qualche diecina; pochissimi quando sono al disotto della diecina.

Gli *Ochtebius* sono »molti« quando si vedono a nuotare nella pozza a centinaia; sono citati senz' altra indicazione quando da una diecina a un centinaio; pochi quando si contano sulle dita.

Nulla si aggiunge riguardo alle larve di Insetti quando ve n'ha da due ad una diecina; son dette molte quanto superano la diecina. La raccolta s'intende fatta col filtro come per gli *Harpacticus*.

Per ogni esame microscopico vennero fatte passare tre preparazioni.

[2] S'intende invasione avvenuta nell' intervallo fra l'osservazione notata e la precedente.

## VII. Tabella delle osservazioni periodiche[1].

### Inverno 1912.

| Num. d'ordine | Data | Ora | Temperatura della pozzanghera | Densità | Invasione della pozzanghera da parte del mare o dell'acqua piovana[2] | Organismi microscopici | Fauna macroscopica |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 24/XII | 15 | 13,4° | 1,013 | | Flagellati (spec. *Cryptomonas*), *Diglena*, *Pterodina* | Pochissimi *Harpacticus*, *Ochtebius* (adulti e larve) |
| 2 | 26/XII | 10 | 11,6° | 1,011 | pioggia | Flagellati (spec. *Cryptomonas*), *Diglena*, *Pterodina*. | Pochissimi *Harpacticus*, *Ochtebius* (adulti ed una larva) |
| 3 | 28/XII | 16 | 13,1° | 1,028 | mare | — — | *Harpacticus* in forte aumento, *Ochtebius*, larve di *Chironomus* |
| 4 | 3/I | 15 | 13,4° | 1,026 | pioggia | — — | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 5 | 7/I | 15 | 11,2° | 1,028 | — | — — | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 6 | 8/I | 15 | 9,9° | 1,030 | — | — — | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 7 | 11/I | 15 | 7,1° | 1,031 | — | — — | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 8 | 14/I | 15 | 10,6° | 1,031 | pioggia | — — | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 9 | 18/I | 15 | 12,6° | 1,026 | pioggia | Flagellati (spec. *Cryptomonas*), poche *Diglena* | Pochi *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 10 | 21/I | 15 | 14,1° | 1,024 | pioggia | Pochissimi Flagellati nei detriti del fondo | Non si vede fauna macroscopica |
| 11 | 23/II | 16 | 12,3° | 1,031 | mare | Pochi Flagellati, *Discorbina*, *Planorbulina*, poche *Pterodina* e *Diglena* | Pochi *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 12 | 28/I | 15 | 9,3° | 1,030 | pioggia | Flagellati (spec. *Cryptomonas*), poche *Diglena* e *Pterodina* | Pochi *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 13 | 30/I | 15 | 8,4° | 1,026 | pioggia | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Nassula*, *Diglena* | *Harpacticus* in diminuzione, larve di *Trichocladius* |
| 14 | 1/II | 15 | 7,7° | 1,024 | pioggia | *Carteria*, poche *Cryptomonas*, *Diglena* | — — |
| 15 | 2/II | 15 | 8,3° | 1,019 | mare, pioggia | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Diglena* | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 16 | 8/II | 15 | 13,9° | 1,024 | – | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Diglena*, *Pterodina* | *Harpacticus*, *Ochtebius* |
| 17 | 6/II | 14 | 11,2° | 1,023 | pioggia | Pochissime *Carteria*, *Cryptomonas*, *Lacrymaria*, *Diglena*, *Pterodina* | *Harpacticus*, *Ochtebius* |
| 18 | 8/II | 15 | 12,5° | 1,018 | — | — — | *Harpacticus*, molti *Ochtebius* |



| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 19 | 11/II | 15 | 14,5° | 1,022 | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Diglena* (2—3 p. vetrino), *Pterodina* (1 in 3 prep.) | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 20 | 13/II | 15 | 13,9° | 1,023 | | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Amoeba*, *Diglena* (2—3 p. vetrino), *Pterodina*. | *Harpacticus*, *Ochtebius* (adulti ed una larva), larve di *Trichocladius* |
| 21 | 15/II | 15 | 11,28 | 1,025 | | — — | *Harpacticus* in diminuzione, pochi *Ochtebius* |
| 22 | 17/II | 14 | 5,7° | 1,030 | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Diglena* (2 es. p. vetrino) | Pochi *Harpacticus* |
| 23 | 19/II | 15 | 5,5° | 1,035 | — | *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Diglena*, *Pterodina* (un es. in 3 prep.) | Pochi *Harpacticus* |
| 24 | 22/II | 15 | 10,6° | 1,036 | nevischio | *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Lionotus*, *Diglena*, *Pterodina* | Pochi *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 25 | 27/II | 16 | 8,4° | 1,038 | pioggia | *Cryptomonas*, *Diglena*, *Pterodina* | *Harpacticus* in aumento, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 26 | 1/III | 16 | 15,3° | 1,039 | — | — — | *Harpacticus*, molti *Ochtebius* |
| 27 | 4/III | 14 | 14,4° | 1,047 | — | *Carteria*, *Cryptomonas* | *Harpacticus*, molti *Ochtebius* |
| 28 | 6/III | 14 | 17,2° | 1,051 | — | Moltissime *Cryptomonas*, *Diglena* (un es.), *Pterodina* | *Harpacticus* quasi tutti morti (uno, solo vivente nel bicchiere), molti *Ochtebius* |
| 29 | 8/III | 16 | 13,2° | 1,058 | — | — | Pochissimi *Harpacticus* viventi, *Ochtebius* |
| 30 | 8/III | 16 | 8,9° | 1,023 | pioggia, grandine | Moltissime *Cryptomonas*, *Pterodina* | Pochi *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 31 | 11/III | 12 | 16° | 1,022 | — | — — | — — |

[1] Avvertenze: Ricordo che le densità misurate sono riportate tali e quali senza riduzione ad una temperatura prestabilita.

Oltre alle avvertenze generali date nel primo capitolo, occorre premettere che, per brevità, le specie sono indicate in questo prospetto col solo nome generico, salvo nel caso in cui compariscono due specie diverse del medesimo genere. Pel nome specifico bisogna quindi riferirsi al capitolo II. Non ho tenuto conto dell' Infusorio *Rhabdostyla harpactici* poichè quasi in ogni saggio si trovano individui di *Harpacticus fulvus*, che ne portano qualche esemplare. Lo studio sistematico degli Infusori comincia soltanto col mese di giugno 1913.

Gli aggettivi »molto«, »poco«, »pochissimo«, hanno un significato relativo, sebbene molto grossolano. Cloroficee e Flagellati sono pochissimi quando facendo passare la preparazione capitano sott' occhio dei campi di vista senza nessun esemplare; pochi quando in un campo di vista non superano la diecina, se non vi sono indicazioni speciali si tratta di qualche diecina, e di parecchie centinaia ove si parla di molti. Per quanto concerne gli Infusori, se non si leggono indicazioni numeriche in contrario, si tratta di qualche individuo in tutte le preparazioni e non ve n'ha più di una diecina in ciascuna di queste.

Per i Rotiferi il numero approssimativo è generalmente indicato.

Se filtrando col filtro di Cori passato sul fondo della pozza si raccoglie qualche migliaio di *Harpacticus* uso l'indicazione »molti«; nessuna indicazione se ven'ha da un centinaio ad un migliaio, pochi per qualche diecina; pochissimi quando sono al disotto della diecina.

Gli *Ochtebius* sono »molti« quando si vedono a nuotare nella pozza a centinaia; sono citati senz' altra indicazione quando da una diecina a un centinaio; pochi quando si contano sulle dita.

Nulla si aggiunge riguardo alle larve di Insetti quando ve n'ha da due ad una diecina; son dette molte quanto superano la diecina. La raccolta s'intende fatta col filtro come per gli *Harpacticus*.

Per ogni esame microscopico vennero fatte passare tre preparazioni.

[2] S'intende invasione avvenuta nell' intervallo fra l'osservazione notata e la precedente.

| Num. d'ordine | Data | Ora | Temperatura della pozzanghera | Densità | Invasione della pozzanghera da parte del mare o dell' acqua piovana | Organismi microscopici | Fauna macroscopica |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 32 | 15/III | 14 | 17,4° | 1,026 | — | Moltissime *Crypt.*, *Euplotes harpa*, *Vorticella* | Pochi *Harpacticus* |
| 33 | 18/III | 16 | 13,2° | 1,028 | pioggia, mare | Moltissime *Cryptomonas*, *Carteria*, *Euplotes* ed altri Cigliati | Non si osserva fauna macroscopica |
| | | | | | | **Primavera 1913.** | |
| 34 | 22/III | 15 | 13,9° | 1,029 | pioggia, mare | Moltissime *Cryptomonas*, *Euplotes*, *Vorticella*, *Diglena* | Pochissimi *Harpacticus*; larve di *Culex* |
| 35 | 26/III | 14 | 20,3° | 1,028 | pioggia | Moltissime *Cryptomonas*, *Euplotes harpa* | Pochissimi *Harpacticus*; larve di *Culex*, *Ochtebius* |
| 36 | 29/III | 15 | 21,6° | 1,024 | pioggia | *Cryptomonas* in diminuzione, *Oxyrrhis*, *Uronychia*, *Diglena* | Pochissimi *Harpacticus*; larve di *Culex*, *Ochtebius* |
| 37 | 1/IV | 15 | 15,9° | 1,021 | pioggia, mare | Moltissime *Oxyrrhis*, *Diglena* | Pochissimi *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Culex* |
| 38 | 3/IV | 16 | 19,6° | 1,018 | pioggia | — — | Pochissimi *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Culex* |
| 39 | 5/IV | 15 | 15,5° | 1,028 | pioggia, mare | *Carteria*, *Cryptomonas* | — — |
| 40 | 6/IV | 16 | 16,9° | 1,029 | — | *Carteria*, *Cryptomonas* in aumento | — — |
| 41 | 8/IV | 16 | 18,8° | 1,015 | pioggia | *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*; Infusori vari, *Diglena* | Pochissimi *Harpacticus*; *Ochtebius*, larve di *Culex* |
| 42 | 12/IV | 11 | 17,3° | 1,014 | — | — — | *Harpacticus* in aumento; pochi *Ochtebius*; larve e ninfe di *Culex* |
| 43 | 15/IV | 15 | 17,7° | 1,033 | — | *Oxyrrhis*, Rotifero indeterminato | *Harpacticus* in aumento; pochi *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 44 | 17/IV | 10 | 13° | 1,038 | — | *Cryptomonas* | *Harpacticus* in aumento; *Ochtebius*, larve di *Trichocladius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 45 | 20/IV | 14 | 19,9° | 1,030 | pioggia | *Cryptomonas*, *Pterodina* | *Harpacticus* in aumento; *Ochtebius*, larve di *Culex* |
| 46 | 22/IV | 16 | 20° | 1,034 | — | — — | *Harpacticus* in aumento; *Ochtebius* |
| 47 | 24/IV | 16 | 16,4° | 1,021 | pioggia | *Cryptomonas*, poche *Diglena* | Moltissimi *Harpacticus*; larve di *Trichocladius* e di *Culex*; *Ochtebius* |
| 48 | 27/IV | 16 | 17,2° | 1,020 | pioggia | *Cryptomonas*, poche *Diglena*, *Pterodina* | — — |
| 49 | 29/IV | 14 | 25,6° | 1,017 | pioggia | *Cryptomonas*, poche *Diglena*; *Pterodina*, Rotifero indeterminato | Molti *Harpacticus*; *Ochtebius* (adulti e qualche larva), larve di *Culex* |

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 50 | 3/V | 15 | 20,1° | 1,020 | pioggia | Moltissime *Cryptomonas*; poche *Oxyrrhis*; Infusori, *Diglena*, *Pterodina* | Molti *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* e di *Culex* |
| 51 | 5/V | 11 | 16,9° | 1,028 | mare | Poche *Cryptomonas*, pochissimi Flagellati indeterminati | Pochissimi *Harpacticus*; *Littorina* |
| 52 | 6/V | 17 | 20,6° | 1,030 | pioggia | — — | *Harpacticus* in forte aumento; pochi *Ochtebius*; larve di *Chironomus* |
| 53 | 10/V | 14 | 25,8° | 1,036 | — | *Cryptomonas* | *Harpacticus* in aumento; *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 54 | 11/V | 15 | 20,7° | 1,037 | — | *Cryptomonas*, *Oxytricha* ed altri Infusori, *Pterodina*, *Diglena*, larve di Nematodi | Molti *Harpacticus*; larve di *Ochtebius* e di *Trichocladius* |
| 55 | 13/V | 15 | 26,1° | 1,040 | — | — — | — — |
| 56 | 15/V | 15 | 18,2° | 1,045 | — | Poche *Cryptomonas*, *Pterodina*, *Diglena* | Molti *Harpacticus*; larve di *Culex* |
| 57 | 17/V | 15 | 21,5° | 1,011 | pioggia | — — | Molti *Harpacticus*; larve di *Trichocladius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 58 | 18/V | 16 | 20,9° | 1,022 | — | — — | — — |
| 59 | 20/V | 15 | 24,8° | 1 022 | — | *Cryptomonas*, Infusori (3 specie), *Diglena*, *Pterodina* | *Harpacticus*; un solo *Ochtebius*; larve e ninfe di *Culex* |
| 60 | 22/V | 15 | 24,3° | 1,026 | — | — — | Molti *Harpacticus*; larve di *Trichocladius* e di *Culex* |
| 61 | 24/V | 15 | 24° | 1,033 | — | — — | Molti *Harpacticus*; molte larve e ninfe di *Culex* |
| 62 | 27/V | 11 | 26° | 1,041 | — | — — | Moltissimi *Harpacticus*; molte larve e ninfe di *Culex*; pochi *Ochtebius* |
| 63 | 29/V | 15 | 22,1° | 1,042 | pioggia | — — | Moltissimi *Harpacticus*; molte larve e ninfe di *Culex*, pochi *Ochtebius* |
| 64 | 31/V | 10 | 25,7° | 1,047 | — | *Cryptomonas*, Infusori (2—3 specie), *Chaetonotus*, Nematodi | Moltissimi *Harpacticus*; molte larve e ninfe di *Culex*; pochissimi *Ochtebius* |
| 65 | 3/VI | 18 | 25,7° | 1,074 | — | *Cryptomonas*, Infusori (una specie), *Pterodina* | Moltissimi *Harpacticus*; larve di *Trichocladius*; larve e ninfe di *Culex*, *Ochtebius* |
| 66 | 5/VI | 15 | 29° | 1,091 | — | *Cryptomonas*, *Carteria*, *Cyclidium*, *Pterodina* | Moltissimi *Harpacticus*; larve di *Trichocladius*; molte larve e ninfe di Culex; *Ochtebius* (adulti e larve). |
| 67 | 7/VI | 15 | 25,4° | 1,139 | — | Poche *Cryptomonas* | Pochissimi *Harpacticus* attivi; larve di *Trichocladius*; larve e ninfe di *Culex* |
| 68 | 10/VI | 15 | 26° | 1,226 | — | Nessun segno di vita attiva | Nessun segno di vita. |
| 69 | 12/VI | 16 | — | — | — | Nessun segno di vita attiva | Nessun segno di vita |
| 70 | 14/VI | 15 | — | — | — | Nessun organismo microscopico attivo nella fanghiglia umida. | Nessun segno di vita |
| 71 | 17/VI | 16 | — | — | — | — — | Nessun segno di vita |
| 72 | 19/VI | 15 | — | — | — | — — | Nessun segno di vita. |

| Num. d'ordine | Data | Ora | Temperatura della pozzanghera | Densità | Invasione della pozzanghera da parte del mare o dell' acqua piovana | Organismi microscopici | Fauna macroscopica |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 32 | 15/III | 14 | 17,4° | 1,026 | — | Moltissime *Crypt.*, *Euplotes harpa*, *Vorticella* | Pochi *Harpacticus* |
| 33 | 18/III | 16 | 13,2° | 1,028 | pioggia, mare | Moltissime *Cryptomonas*, *Carteria*, *Euplotes* ed altri Cigliati | Non si osserva fauna macroscopica |
| | | | | | | **Primavera 1913.** | |
| 34 | 22/III | 15 | 13,9° | 1,029 | pioggia, mare | Moltissime *Cryptomonas*, *Euplotes*, *Vorticella*, *Diglena* | Pochissimi *Harpacticus*; larve di *Culex* |
| 35 | 26/III | 14 | 20,3° | 1,028 | pioggia | Moltissime *Cryptomonas*, *Euplotes harpa* | Pochissimi *Harpacticus*; larve di *Culex*, *Ochtebius* |
| 36 | 29/III | 15 | 21,6° | 1,024 | pioggia | *Cryptomonas* in diminuzione, *Oxyrrhis*, *Uronychia*, *Diglena* | Pochissimi *Harpacticus*; larve di *Culex*, *Ochtebius* |
| 37 | 1/IV | 15 | 15,9° | 1,021 | pioggia, mare | Moltissime *Oxyrrhis*, *Diglena* | Pochissimi *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Culex* |
| 38 | 3/IV | 16 | 19,6° | 1,018 | pioggia | — — | Pochissimi *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Culex* |
| 39 | 5/IV | 15 | 15,5° | 1,028 | pioggia, mare | *Carteria*, *Cryptomonas* | — — |
| 40 | 6/IV | 16 | 16,9° | 1,029 | — | *Carteria*, *Cryptomonas* in aumento | — — |
| 41 | 8/IV | 16 | 18,8° | 1,015 | pioggia | *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*; Infusori vari, *Diglena* | Pochissimi *Harpacticus*; *Ochtebius*, larve di *Culex* |
| 42 | 12/IV | 11 | 17,3° | 1,014 | — | — — | *Harpacticus* in aumento; pochi *Ochtebius*; larve e ninfe di *Culex* |
| 43 | 15/IV | 15 | 17,7° | 1,033 | | *Oxyrrhis*, Rotifero indeterminato | *Harpacticus* in aumento; pochi *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 44 | 17/IV | 10 | 13° | 1,038 | — | *Cryptomonas* | *Harpacticus* in aumento; *Ochtebius*, larve di *Trichocladius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 45 | 20/IV | 14 | 19,9° | 1,030 | pioggia | *Cryptomonas*, *Pterodina* | *Harpacticus* in aumento; *Ochtebius*, larve di *Culex* |
| 46 | 22/IV | 16 | 20° | 1,034 | — | — — | *Harpacticus* in aumento; *Ochtebius* |
| 47 | 24/IV | 16 | 16,4° | 1,021 | pioggia | *Cryptomonas*, poche *Diglena* | Moltissimi *Harpacticus*; larve di *Trichocladius* e di *Culex*; *Ochtebius* |
| 48 | 27/IV | 16 | 17,2° | 1,020 | pioggia | *Cryptomonas*, poche *Diglena*, *Pterodina* | — — |
| 49 | 29/IV | 14 | 25,6° | 1,017 | pioggia | *Cryptomonas*, poche *Diglena*; *Pterodina*, Rotifero indeterminato | Molti *Harpacticus*; *Ochtebius* (adulti e qualche larva), larve di *Culex* |



| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 50 | 3/V | 15 | 20,1° | 1.020 | pioggia | Moltissime *Cryptomonas*; poche *Oxyrrhis*; Infusori, *Diglena*, *Pterodina* | Molti *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* e di *Culex* |
| 51 | 5/V | 11 | 16,9 | 1,028 | mare | Poche *Cryptomonas*, pochissimi Flagellati indeterminati | Pochissimi *Harpacticus*; *Littorina* |
| 52 | 6/V | 17 | 20,6° | 1,030 | pioggia | — — | *Harpacticus* in forte aumento; pochi *Ochtebius*; larve di *Chironomus* |
| 53 | 10/V | 14 | 25,8° | 1,036 | | *Cryptomonas* | *Harpacticus* in aumento; *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 54 | 11/V | 15 | 20,7° | 1,037 | — | *Cryptomonas*, *Oxytricha* ed altri Infusori, *Pterodina*, *Diglena*, larve di Nematodi | Molti *Harpacticus*; larve di *Ochtebius* e di *Trichocladius* |
| 55 | 13/V | 15 | 26,1° | 1,040 | — | — — | — — |
| 56 | 15/V | 15 | 18,2° | 1,045 | — | Poche *Cryptomonas*, *Pterodina*, *Diglena* | Molti *Harpacticus*; larve di *Culex* |
| 57 | 17/V | 15 | 21,5° | 1,011 | pioggia | - | Molti *Harpacticus*; larve di *Trichocladius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 58 | 18/V | 16 | 20,9° | 1,022 | - | — — | — — |
| 59 | 20/V | 15 | 24,8° | 1 022 | — | *Cryptomonas*, Infusori (3 specie), *Diglena*, *Pterodina* | *Harpacticus*; un solo *Ochtebius*; larve e ninfe di *Culex* |
| 60 | 22/V | 15 | 24,3° | 1,026 | - | — — | Molti *Harpacticus*; larve di *Trichocladius* e di *Culex* |
| 61 | 24/V | 15 | 24° | 1,033 | — | — | Molti *Harpacticus*; molte larve e ninfe di *Culex* |
| 62 | 27/V | 11 | 26° | 1,041 | — | — | Moltissimi *Harpacticus*; molte larve e ninfe di *Culex*; pochi *Ochtebius* |
| 63 | 29/V | 15 | 22,1° | 1,042 | pioggia | | Moltissimi *Harpacticus*; molte larve e ninfe di *Culex*, pochi *Ochtebius* |
| 64 | 31/V | 10 | 25 7° | 1,047 | | *Cryptomonas*, Infusori (2—3 specie), *Chactonotus*, Nematodi | Moltissimi *Harpacticus*; molte larve e ninfe di *Culex*; pochissimi *Ochtebius* |
| 65 | 3/VI | 18 | 25,7° | 1,074 | | *Cryptomonas*, Infusori (una specie), *Pterodina* | Moltissimi *Harpacticus*; larve di *Trichocladius*; larve e ninfe di *Culex*, *Ochlebius* |
| 66 | 5/VI | 15 | 29° | 1,091 | — | *Cryptomonas*, *Carteria*, *Cyclidium*, *Pterodina* | Moltissimi *Harpacticus*; larve di *Trichocladius*; molte larve e ninfe di Culex; *Ochtebius* (adulti e larve). |
| 67 | 7/VI | 15 | 25,4° | 1,139 | — | Poche *Cryptomonas* | Pochissimi *Harpacticus* attivi; larve di *Trichocladius*; larve e ninfe di *Culex* |
| 68 | 10/VI | 15 | 26° | 1,226 | — | Nessun segno di vita attiva | Nessun segno di vita. |
| 69 | 12/VI | 16 | — | — | | Nessun segno di vita attiva | Nessun segno di vita |
| 70 | 14/VI | 15 | | - | | Nessun organismo microscopico attivo nella fanghiglia umida. | Nessun segno di vita |
| 71 | 17/VI | 16 | — | — | — | — — | Nessun segno di vita |
| 72 | 19/VI | 15 | — | — | - | — - | Nessun segno di vita. |

| Num. d'ordine | Data | Ora | Temperatura superficiale in situ | Temperatura di fondo in situ | Densità superficiale colla temperatura del saggio durante la misura | Densità di fondo colla temperatura del saggio durante la misura | Invasione della pozzanghera da parte del mare o della pioggia dopo la precedente osservazione | Organismi microscopici | Fauna macroscopica |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 73 | 21/VI | 14 | — | — | — | — | — | Nessun segno di vita | Nessun segno di vita |
| 74 | 23/VI | 16 | 26,4° | 29° | 1,004 (26,2°)[1] | — | pioggia | Un individuo di *Oxyrrhis*; due o tre di un altro Flagellato indeterminato | Molti *Ochtebius* (adulti e larve) |
| 75 | 26/VI | 9 | 17,3° | 21,8° | 1,006 (18,7°) | — | pioggia | Pochi Flagellati; *Nassula*, *Euplotes*, *patella*, *Vorticella* | *Ochtebius*; una larva di *Culex* |
| 76 | 28/VI | 10 | 21,6° | 21,2° | 1,007 (22°) | — | — | — — | *Harpacticus*; molti *Ochtebius*; larve di *Culex* |
| 77 | 29/VI | 10 | 27,8° | 27,4° | 1,008 (22,4°) | — | — | *Carteria*, *Nassula* in aumento; *Vorticella*, *Diglena* | *Harpacticus* in aumento, *Ochtebius*, larve di *Culex* |
| 78 | 1/VII | 10 | 26° | 25,4° | 1,011 (22,3°) | — | — | *Cart.*, *Cryp.*, *Nass.* in diminuzione; *Euplotes harpa*, *Diglena* | *Harpacticus* in aumento; *Ochtebius*; larve di *Culex* |
| 79 | 3/VII | 15 | 22° | 26,4° | 1,015 (21,6°) | — | pioggia | *Carteria*, *Cryptomonas Metopus*; *Euplotes harpa* in aumento, Gastrotrichi, *Diglena* (6 p. prep.) | — — |
| 80 | 8/VII | 9 | 20,6° | 20,6° | 1,031 (21°) | — | mare | Poche *Carteria*; poche *Cryptomonas*; *Nassula*, *Aspidisca*, *Diglena* | Pochissimi *Ochtebius* (ne scorgo uno solo); poche larve giovanissime di *Culex* |
| 81 | 10/VII | 9 | 19° | 19,4° | 1,032 (19,3°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Nassula*, *Euplotes harpa* | *Harpacticus*, *Carcinus*, *Littorina* |
| 82 | 12/VII | 16 | 30,6° | 30,3° | 1,033 (29,1°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Nassula*, *Euplotes harpa*, *Diglena*, *Pterodina* (un es. in 3 prep.) | *Harpacticus* in aumento; pochi *Ochtebius*; larve di *Trichocladius* |
| 83 | 15/VII | 10 | 22,4° | 24,5° | 1,044 (24,4°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Euplotes*, *Diglena* (un solo es. in 3 prep.) | *Harpacticus* in aumento; pochi *Ochtebius*; larve di *Culex* |
| 84 | 17/VII | 10 | 25° | 26,9° | 1,047 (25,2°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Nassula*, molti *Euplotes harpa* | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*; larve di *Culex* |
| 85 | 19/VII | 15 | 33,5° | 34° | 1,056 (32,1°) | — | — | *Carteria* in aumento; *Cryptomonas*; *Euplotes harpa* | *Harpacticus* in aumento; *Ochtebius*; larve di *Trichocladius* e di *Culex* |

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 86 | 22/VII | 10 | 27,8° | 27,4° | 1,077 (27,6°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, Gimnodinide indet., *Euplotes harpa* in diminuzione | *Pochi Ochtebius* (adulti e larve), larve e ninfe di *Culex* |
| 87 | 24/VII | 8 | 23,7° | 24,3° | 1,098 (23,8°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, Gimnodinide indet. | Pochissimi *Ochtebius*; larve di *Chironomus*, molte larve e ninfe di *Culex* |
| 88 | 25/VII | 9 | 25,4° | 25,4° | 1,113 (26,1°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas* | Pochi *Harpacticus* attivi; molti *Ochtebius* (adulti e larve), molte larve di *Trichocladius* |
| 89 | 25/VII | 17 | — | — | 1,126 (20,2°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas* | Pochi *Harpacticus* attivi; molti *Ochtebius*, larve di *Chironomus* e di *Culex* |
| 90 | 26/VII | 9 | 26,4° | 26,4° | 1,129 (25,3°) | — | — | — — | Molto larve di *Chironomus*; larve e ninfe di *Culex* |
| 91 | 26/VII | 17 | — | — | 1,140 (25,7°) | — | — | Poche *Carteria* e *Cryptomonas* | Poche larve di *Ochtebius* |
| 92 | 27/VII | 16 | 32,8° | 34,1° | 1,156 (30,2°) | — | — | Nessun segno di vita | Tre adulti e due larve di *Ochtebius*; due ninfe di *Culex* |
| 93 | 28/VII | 16 | 31,6° | 32,2° | 1,188 (29,5°) | — | — | Nessun segno di vita | Poche larve di *Ochtebius* |
| 94 | 29/VII | 9 | 27,4° | — | 1,198 (27,4°) | — | — | Nessun segno di vita | Due larve di *Ochtebius* |
| 95 | 29/VII | 17 | — | — | 1,221 (24,2°) | — | — | Nessun segno di vita | Nessun segno di vita |
| 96 | 30/VII | 10 | 30,4° | 30,4° | 1,221 (26,8°) | — | — | Nessun segno di vita | Nessun segno di vita |
| 97 | 30/VII | 17 | — | — | 1,221 (28°) | — | — | Nessun segno di vita | Nessun segno di vita |
| 98 | 2/VIII | 10 | 24,5° | 28,4° | 1,005 (24,8°) | 1,057 (26,2°) | pioggia | Poche *Carteria e Cryptomonas* | Pochi *Harpacticus*, molti *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 99 | 3/VIII | 9 | 23,2° | 27,2° | 1,099 (23,4°) | 1,053 (26°) | — | Stadi di sviluppo di *Carteria* formanti alla superficie bolle verdi isolate; molte *Carteria* mobili; *Oxytricha*, *Vorticella* | Pochi *Harpacticus*; molti *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex*, un *Pachygrapsus* |
| 100 | 5/VIII | 9 | 23,5° | 25,4° | 1,013 (23,6°) | 1,042 (25,3°) | — | Bolle di *Carteria* ricoprenti buon parte della superficie, moltissime *Carteria* mobili, *Cryptomonas*, *Amoeba*, *Nassula* | Pochi *Harpacticus*; molti *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 101 | 6/VIII | 11 | 26,9° | 29° | 1,017 (26,3°) | 1,033 (27,5°) | — | Stadi di sviluppo formanti alla superficie una pellicola verde unita; *Carteria* mobili; *Cryptomonas*, *Amoeba*, Infusori ipotrichi | *Harpacticus*, *Ochtebius*; larve e ninfe di *Culex*; *Carcinus* |

[1] Le densità di fondo nelle osservazioni 73—80 sono certo più alte di quelle indicate per la superficie.

| Num. d'ordine | Data | Ora | Temperatura superficiale in situ | Temperatura di fondo in situ | Densità superficiale colla temperatura del saggio durante la misura | Densità di fondo colla temperatura del saggio durante la misura | Invasione della pozzanghera da parte del mare o della pioggia dopo la precedente osservazione | Organismi microscopici | Fauna macroscopica |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 73 | 21/VI | 14 | — | — | — | — | — | Nessun segno di vita | Nessun segno di vita |
| 74 | 23/VI | 16 | 26,4° | 29° | 1,004 (26,2°)[1] | — | pioggia | Un individuo di *Oxyrrhis*; due o tre di un altro Flagellato indeterminato | Molti *Ochtebius* (adulti e larve) |
| 75 | 26/VI | 9 | 17,3° | 21,8° | 1,006 (18,7°) | — | pioggia | Pochi Flagellati; *Nassula*, *Euplotes*, *patella*, *Vorticella* | *Ochtebius*; una larva di *Culex* |
| 76 | 28/VI | 10 | 21,6° | 21,2° | 1,007 (22°) | — | — | — — | *Harpacticus*; molti *Ochtebius*; larve di *Culex* |
| 77 | 29/VI | 10 | 27,8° | 27,4° | 1,008 (22,4°) | — | — | *Carteria*, *Nassula* in aumento; *Vorticella*, *Diglena* | *Harpacticus* in aumento, *Ochtebius*, larve di *Culex* |
| 78 | 1/VII | 10 | 26° | 25,4° | 1,011 (22,3°) | — | — | *Cart.*, *Cryp.*, *Nass.* in diminuzione; *Euplotes harpa*, *Diglena* | *Harpacticus* in aumento; *Ochtebius*; larve di *Culex* |
| 79 | 3/VII | 15 | 22° | 26,4° | 1,015 (21,6°) | — | pioggia | *Carteria*, *Cryptomonas Metopus*; *Euplotes harpa* in aumento, Gastrotrichi, *Diglena* (6 p. prep.) | — — |
| 80 | 8/VII | 9 | 20,6° | 20,6° | 1,031 (21°) | — | mare | Poche *Carteria*; poche *Cryptomonas*; *Nassula*, *Aspidisca*, *Diglena* | Pochissimi *Ochtebius* (ne scorgo uno solo); poche larve giovanissime di *Culex* |
| 81 | 10/VII | 9 | 19° | 19,4° | 1,032 (19,3°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Nassula*, *Euplotes harpa* | *Harpacticus*, *Carcinus*, *Littorina* |
| 82 | 12/VII | 16 | 30,6° | 30,3° | 1,033 (29,1°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Nassula*, *Euplotes harpa*, *Diglena*, *Pterodina* (un es. in 3 prep.) | *Harpacticus* in aumento; pochi *Ochtebius*; larve di *Trichocladius* |
| 83 | 15/VII | 10 | 22,4° | 24,5° | 1,044 (24,4°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Euplotes*, *Diglena* (un solo es. in 3 prep.) | *Harpacticus* in aumento; pochi *Ochtebius*; larve di *Culex* |
| 84 | 17/VII | 10 | 25° | 26,9° | 1,047 (25,2°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, *Nassula*, molti *Euplotes harpa* | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*; larve di *Culex* |
| 85 | 19/VII | 15 | 33,5° | 34° | 1,056 (32,1°) | — | — | *Carteria* in aumento; *Cryptomonas*; *Euplotes harpa* | *Harpacticus* in aumento; *Ochtebius*; larve di *Trichocladius* e di *Culex* |



| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 86 | 22/VII | 10 | 27,8° | 27,4° | 1,077 (27,6°) | | — | *Carteria*, *Cryptomonas*, Gimnodinide indet., *Euplotes harpa* in diminuzione | *Pochi Ochtebius* (adulti e larve), larve e ninfe di *Culex* |
| 87 | 24/VII | 8 | 23,7° | 24,3° | 1,098 (23,8°) | — | | *Carteria*, *Cryptomonas*, Gimnodinide indet. | Pochissimi *Ochtebius*; larve di *Chironomus*, molte larve e ninfe di *Culex* |
| 88 | 25/VII | 9 | 25,4° | 25,4° | 1,113 (26,1°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas* | Pochi *Harpacticus* attivi; molti *Ochtebius*(adulti e larve),molte larve di *Trichocladius* |
| 89 | 25/VII | 17 | — | | 1,126 (20,2°) | — | — | *Carteria*, *Cryptomonas* | Pochi *Harpacticus* attivi; molti *Ochtebius*, larve di *Chironomus* e di *Culex* |
| 90 | 26/VII | 9 | 26,4° | 26,4° | 1,129 (25,3°) | — | | — | Molto larve di *Chironomus*; larve e ninfe di *Culex* |
| 91 | 26/VII | 17 | — | — | 1,140 (25,7°) | - | — | Poche *Carteria* e *Cryptomonas* | Poche larve di *Ochtebius* |
| 92 | 27/VII | 16 | 32,8° | 34,1° | 1,156 (30,2°) | — | - | Nessun segno di vita | Tre adulti e due larve di *Ochtebius*; due ninfe di *Culex* |
| 93 | 28/VII | 16 | 31,6° | 32,2° | 1,188 (29,5°) | — | - | Nessun segno di vita | Poche larve di *Ochtebius* |
| 94 | 29/VII | 9 | 27,4° | | 1 198 (27,4°) | — | - | Nessun segno di vita | Due larve di *Ochtebius* |
| 95 | 29/VII | 17 | — | — | 1,221 (24,2°) | — | | Nessun segno di vita | Nessun segno di vita |
| 96 | 30/VII | 10 | 30,4° | 30,4° | 1,221 (26,8°) | — | | Nessun segno di vita | Nessun segno di vita |
| 97 | 30/VII | 17 | — | — | 1,221 (28°) | — | — | Nessun segno di vita | Nessun segno di vita |
| 98 | 2/VIII | 10 | 24,5° | 28,4° | 1,005 (24,8°) | 1,057 (26,2°) | pioggia | Poche *Carteria* e *Cryptomonas* | Pochi *Harpacticus*, molti *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 99 | 3/VIII | 9 | 23,2° | 27,2° | 1,099 (23,4°) | 1,053 (26°) | — | Stadi di sviluppo di *Carteria* formanti alla superficie bolle verdi isolate; molte *Carteria* mobili; *Oxyricha*, *Vorticella* | Pochi *Harpacticus*; molti *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex*, un *Pachygrapsus* |
| 100 | 5/VIII | 9 | 23,5° | 25,4° | 1,013 (23,6°) | 1,042 (25,3°) | — | Bolle di *Carteria* ricoprenti buon parte della superficie, moltissime *Carteria* mobili, *Cryptomonas*, *Amoeba*, *Nassula* | Pochi *Harpacticus*; molti *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 101 | 6/VIII | 11 | 26,9° | 29° | 1,017 (26,3°) | 1,033 (27,5°) | - | Stadi di sviluppo formanti alla superficie una pellicola verde unita; *Carteria* mobili; *Cryptomonas*, *Amoeba*, Infusori ipotrichi | *Harpacticus*, *Ochtebius*; larve e ninfe di *Culex*; *Carcinus* |

[1] Le densità di fondo nelle osservazioni 73—80 sono certo più alte di quelle indicate per la superficie.

| Num. d'ordine | Data | Ora | Temperatura superficiale in situ | Temperatura di fondo in situ | Densità superficiale colla temperatura del saggio durante la misura | Densità di fondo colla temperatura del saggio durante la misura | Invasione della pozzanghera da parte del mare o della pioggia dopo la precedente osservazione | Organismi microscopici | Fauna macroscopica |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 102 | 7/VIII | 11 | 28,5° | 31,4° | 1,020 (27,9°) | 1,026 (26,2°) | mare | — — | Pochi *Harpacticus*; pochi *Ochtebius*; molte larve e ninfe di *Culex* |
| 103 | 9/VIII | 11 | 25,2° | 25,1° | 1,027 (24,8°) | 1,027 (24,8°) | pioggia | Moltissime *Carteria*; parecchi Infusori fra cui *Euplotes*, *Vorticella* | Pochi *Harpacticus*; pochi *Ochtebius*; molte larve e ninfe di *Culex* |
| 104 | 10/VIII | 10 | 24,7° | 24,8° | 1,027 (24,5°) | 1,027 (24,5°) | — | — — | Pochi *Harpacticus*; pochi *Ochtebius*; molte larve e ninfe di *Culex* |
| 105 | 13/VIII[1] | 8 | — | — | 1,027 (20,4°) | 1,027 (20,4°) | — | In questo periodo non vennero compiute osservazioni sugli organismi viventi | |
| 106 | 16/VIII[1] | 7 | — | — | 1,031 (20,2°) | 1,031 (20,6°) | — | | |
| 107 | 20/VIII[1] | 7 | — | — | 1,043 (23,2°) | 1,042 (23,3°) | — | | |
| 108 | 23/VIII[1] | 7 | — | — | 1,053 (20,3°) | 1,052 (20,3°) | — | | |
| 109 | 27/VIII[1] | 7 | — | — | 1,100 (24°) | 1,100 (24,1°) | — | | |
| 110 | 30/VIII[1] | 8 | — | — | 1,091 (23,1°) | 1,110 (22,9°) | pioggia | | |
| 111 | 3/IX[1] | 8 | — | — | 1,032 (21,5°) | 1,046 (22,1°) | pioggia | | |
| 112 | 6/IX[1] | 7 | — | — | 1,046 (20,8°) | 1,045 (20,8°) | — | | |
| 113 | 10/IX[1] | 7 | — | — | 1,019 (21,4°) | 1,053 (22°) | pioggia | | |
| 114 | 14/IX[1] | 9 | — | — | 1,002 (17,3°) | 1,016 (16,5°) | pioggia | | |
| 115 | 17/IX[1] | 8 | — | — | 1,006 (17,2°) | 1,023 (19,2°) | — | | |
| 116 | 20/IX | 15 | 22,6° | 22,7° | 1,023 (22,1°) | 1,024 (22,2°) | — | Poche *Carteria e Cryptomonas*; poche *Nassula*; *Euplotes*, *Diglena* | Molti *Harpacticus*; *Ochtebius* (adulti e larve), poche larve di *Culex* |
| | | | | | Autunno 1913. | | | | |
| 117 | 23/IX | 8 | 19,2° | 19,1° | 1,028 (19,5°) | 1,029 (19,6°) | — | *Carteria* immobili, poche *Cryptomonas*; poche *Oxyrrhis*; *Mastigamoeba*, *Nassula*, *Euplotes*, *Diglena* | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex*; una larva di *Chironomus*; *Littorina* |
| 118 | 25/IX | 14 | 25,4° | 25,5° | 1,033 (24,6°) | 1,033 (24,7°) | — | *Carteria* immobili; moltissime *Cryptomonas*, *Nassula* (una per prep.), *Cyclidium*, *Diglena* | *Harpacticus*, molti *Ochtebius* (adulti e larve); larve e ninfe di *Culex* |

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 119 | 27/IX | 15 | 21,7° | 21,6° | 1,038 (21,3°) | 1,038 (21,2°) | — | Poche *Carteria* immobili, moltissime *Cryptomonas*; poche *Lacrymaria*, *Nassula* (una in 3prep.), Infusorio indetermin., *Diglena* | *Harpacticus*, moltissimi *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 120 | 1/X | 15 | 21,6° | 24,2° | 1,024 (21,5°) | 1,041 (22,3°) | pioggia | Moltissime *Cryptomonas*, poche *Oxyrrhis*, *Lacrymaria* (una in 3 prep.), *Euplotes harpa*, *Uroleptus*, Nematodi | *Harpacticus*, moltissimi *Ochtebius*, larve di *Trichocladius*, larve e ninfe di *Culex*, *Littorina* |
| 121 | 4/X | 15 | 18,2° | 20° | 1,008 (18,3°) | 1,027 (19,3°) | pioggia | Moltissime *Cryptomonas* (molte migliaia per prep.); poche *Oxyrrhis*, *Nassula* (una in 3 prep.), *Cyclidium*, *Strombidium*, *Uroleptus*, *Diglena*, Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, larve di *Culex* |
| 122 | 7/X | 15 | 22,9° | 24,8° | 1,021 (22,6°) | 1,027 (23,3°) | mare, pioggia | *Cryptomonas* in diminuzione, *Urotricha*, *Cyclidium*, *Strombidium*, *Euplotes harpa*, *Diglena* (5—6 per prep.) | *Harpacticus* in aumento, *Lygia*, una larva di *Trichocladius*, larve e ninfe di *Culex*, *Littorina* |
| 123 | 9/X | 16 | 21,3° | 21,6° | 1,025 (21,3°) | 1,025 (21,6°) | pioggia, mare | *Cryptomonas*, *Urotricha*, parecchie diecine per prep.; *Nassula*, *Lionotus*, *Strombidium*, *Uronychia*, *Mastigamoeba*; *Diglena* in aumento | *Harpacticus*, *Pachygrapsus*, pochi *Ochtebius* (adulti e larve), larve e ninfe di *Culex*, *Littorina* |
| 124 | 11/X | 15 | 18,6° | 19,2° | 1,026 (19°) | 1,029 (19°) | pioggia | *Cryptomonas*, molte *Urotricha*, *Uroleptus* | *Harpacticus* in diminuzione, larve e ninfe di *Culex*, *Littorina* |
| 125 | 14/X | 15 | 20° | 19,7° | 1,029 (19,5°) | 1,030 (19,5°) | — | *Cryptomonas*, *Urotricha* in diminuzione; *Nassula* (una in 3 prep.); *Uroleptus*, Ipotrico indet., *Diglena* | *Harpacticus*, *Ochtebius*, una larva di *Trichocladius*; larve e ninfe di *Culex* |
| 126 | 16/X | 16 | 19,8° | 19,4° | 1,034 (19,3°) | 1,034 (19°) | — | *Cryptomonas*, *Urotricha*, *Lacrymaria*, *Cyclidium*, *Uroleptus*, *Diglena* | *Harpacticus*, *Carcinus*, molti *Ochtebius* (adulti e poche larve), una larva di *Trichocladius* larve e ninfe di *Culex* |
| 127 | 18/X | 15 | 20,2° | 20° | 1,039 (20,5°) | 1,039 (20,4°) | — | *Cryptomonas*, *Urotricha*, *Nassula*, *Strombidium*, *Uroleptus*, *Diglena* | Molti *Harpacticus*, *Ochtebius*; una larva di *Trichocladius*; poche larve e ninfe di *Culex* |

[1] Le misure segnate con asterisco, dalla 105 alla 115 compresa, vennere eseguite, in mia assenza dal sig. Giacomo Boero.

| Num. d'ordine | Data | Ora | Temperatura superficiale in situ | Temperatura di fondo in situ | Densità superficiale colla temperatura del saggio durante la misura | Densità di fondo colla temperatura del saggio durante la misura | Invasione della pozzanghera da parte del mare o della pioggia dopo la precedente osservazione | Organismi microscopici | Fauna macroscopica |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 102 | 7/VIII | 11 | 28,5° | 31,4° | 1,020 (27,9°) | 1,026 (26,2°) | mare | — | Pochi *Harpacticus*; pochi *Ochtebius*; molte larve e ninfe di *Culex* |
| 103 | 9/VIII | 11 | 25,2° | 25,1° | 1,027 (24,8°) | 1,027 (24,8°) | pioggia | Moltissime *Carteria*; parecchi Infusori fra cui *Euplotes*, *Vorticella* | Pochi *Harpacticus*; pochi *Ochtebius*; molte larve e ninfe di *Culex* |
| 104 | 10/VIII | 10 | 24,7° | 24,8° | 1,027 (24,5°) | 1,027 (24,5°) | — | — | Pochi *Harpacticus*; pochi *Ochtebius*; molte larve e ninfe di *Culex* |
| 105 | 13/VIII[1] | 8 | — | — | 1,027 (20,4°) | 1,027 (20,4°) | — | In questo periodo non vennero compiute osservazioni sugli organismi viventi | |
| 106 | 16/VIII[1] | 7 | — | — | 1,031 (20,2°) | 1,031 (20,6°) | | | |
| 107 | 20/VIII[1] | 7 | — | — | 1,043 (23,2°) | 1,042 (23,3°) | | | |
| 108 | 23/VIII[1] | 7 | — | — | 1,053 (20,3°) | 1,052 (20,3°) | | | |
| 109 | 27/VIII[1] | 7 | — | — | 1,100 (24°) | 1,100 (24,1°) | — | | |
| 110 | 30/VIII[1] | 8 | — | — | 1,091 (23,1°) | 1,110 (22,9°) | pioggia | | |
| 111 | 3/IX[1] | 8 | — | — | 1,032 (21,5°) | 1,046 (22,1°) | pioggia | | |
| 112 | 6/IX[1] | 7 | — | — | 1,046 (20,8°) | 1,045 (20,8°) | — | | |
| 113 | 10/IX[1] | 7 | — | — | 1,019 (21,4°) | 1,053 (22°) | pioggia | | |
| 114 | 14/IX[1] | 9 | — | — | 1,002 (17,3°) | 1,016 (16,5°) | pioggia | | |
| 115 | 17/IX[1] | 8 | — | — | 1,006 (17,2°) | 1,023 (19,2°) | | | |
| 116 | 20/IX | 15 | 22,6° | 22,7° | 1,023 (22,1°) | 1,024 (22,2°) | — | Poche *Carteria* e *Cryptomonas*; poche *Nassula*; *Euplotes*, *Diglena* | Molti *Harpacticus*; *Ochtebius* (adulti e larve), poche larve di *Culex* |
| | | | | | **Autunno 1913.** | | | | |
| 117 | 23/IX | 8 | 19,2° | 19,1° | 1,028 (19,5°) | 1,029 (19,6°) | — | *Carteria* immobili, poche *Cryptomonas*; poche *Oxyrrhis*; *Mastigamoeba*, *Nassula*, *Euplotes*, *Diglena* | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex*; una larva di *Chironomus*; *Littorina* |
| 118 | 25/IX | 14 | 25,4° | 25,5° | 1,033 (24,6°) | 1,033 (24,7°) | — | *Carteria* immobili; moltissime *Cryptomonas*, *Nassula* (una per prep.), *Cyclidium*, *Diglena* | *Harpacticus*, molti *Ochtebius* (adulti e larve); larve e ninfe di *Culex* |



| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 119 | 27/IX | 15 | 21,7° | 21,6° | 1,038 (21,3°) | 1,038 (21,2°) | | Poche *Carteria* immobili, moltissime *Cryptomonas*; poche *Lacrymaria*, *Nassula* (una in 3prep.), Infusorio indetermin., *Diglena* | *Harpacticus*, moltissimi *Ochtebius*, larve e ninfe di *Culex* |
| 120 | 1/X | 15 | 21,6° | 24,2° | 1,024 (21,5°) | 1,041 (22,3°) | pioggia | Moltissime *Cryptomonas*, poche *Oxyrrhis*, *Lacrymaria* (una in 3 prep.), *Euplotes harpa*, *Uroleptus*, Nematodi | *Harpacticus*, moltissimi *Ochtebius*, larve di *Trichocladius*, larve e ninfe di *Culex*, *Littorina* |
| 121 | 4/X | 15 | 18,2° | 20° | 1.008 (18,3°) | 1,027 (19,3°) | pioggia | Moltissime *Cryptomonas* (molte migliaia per prep.); poche *Oxyrrhis*, *Nassula* (una in 3 prep.), *Cyclidium*, *Strombidium*, *Uroleptus*, *Diglena*, Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, larve di *Culex* |
| 122 | 7/X | 15 | 22,9° | 24,8° | 1,021 (22,6°) | 1,027 (23,3°) | mare, pioggia | *Cryptomonas* in diminuzione, *Urotricha*, *Cyclidium*, *Strombidium*, *Euplotes harpa*, *Diglena* (5—6 per prep.) | *Harpacticus* in aumento, *Lygia*, una larva di *Trichocladius*, larve e ninfe di *Culex*, *Littorina* |
| 123 | 9/X | 16 | 21,3° | 21,6° | 1,025 (21,3°) | 1,025 (21,6°) | pioggia, mare | *Cryptomonas*, *Urotricha*, parecchie diecine per prep.; *Nassula*, *Lionotus*, *Strombidium*, *Urosychia*, *Mastigamoeba*; *Diglena* in aumento | *Harpacticus*, *Pachygrapsus*, pochi *Ochtebius* (adulti e larve), larve e ninfe di *Culex*, *Littorina* |
| 124 | 11/X | 15 | 18,6° | 19,2° | 1,026 (19°) | 1,029 (19°) | pioggia | *Cryptomonas*, molte *Urotricha*, *Uroleptus* | *Harpacticus* in diminuzione, larve e ninfe di *Culex*, *Littorina* |
| 125 | 14/X | 15 | 20° | 19,7° | 1,029 (19,5°) | 1,030 (19,5°) | — | *Cryptomonas*, *Urotricha* in diminuzione; *Nassula* (una in 3 prep.); *Uroleptus*, Ipotrico indet., *Diglena* | *Harpacticus*, *Ochtebius*, una larva di *Trichocladius*; larve e ninfe di *Culex* |
| 126 | 16/X | 16 | 19,8° | 19,4° | 1,034 (19,3°) | 1,034 (19°) | – | *Cryptomonas*, *Urotricha*, *Lacrymaria*, *Cyclidium*, *Uroleptus*, *Diglena* | *Harpacticus*, *Carcinus*, molti *Ochtebius* (adulti e poche larve), una larva di *Trichocladius* larve e ninfe di *Culex* |
| 127 | 18/X | 15 | 20,2° | 20° | 1,039 (20,5°) | 1,039 (20,4°) | — | *Cryptomonas*, *Urotricha*, *Nassula*, *Strombidium*, *Uroleptus*, *Diglena* | Molti *Harpacticus*, *Ochtebius*; una larva di *Trichocladius*; poche larve e ninfe di *Culex* |

[1] Le misure segnate con asterisco, dalla 105 alla 116 compresa, vennere eseguite, in mia assenza dal sig. Giacomo Boero.

| Num. d'ordine | Data | Ora | Temperatura superficiale in situ | Temperatura di fondo in situ | Densità superficiale colla temperatura del saggio durante la misura | Densità di fondo colla temperatura del saggio durante la misura | Invasione della pozzanghera da parte del mare o della pioggia dopo la precedente osservazione | Organismi microscopici | Fauna macroscopica |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 128 | 21/X | 9 | 21,2° | 21° | 1,045 (22°) | 1,045 (22°) | — | *Cryptomonsa* in aumento, Dinoflagellato indet., poche *Urotricha*, *Strombidium*, *Uroleptus*, *Oxytricha*, *Diglena* (due in 3 prep.), *Pterodina* | Molti *Harpacticus*, *Ochtebius*, poche larve di *Trichocladius*; ninfe di *Culex* |
| 129 | 23/X | 15 | 20,8° | 20,8° | 1,028 (20,6°) | 1,028 (21°) | pioggia, mare | Poche *Cryptomonas*, *Urotricha* (un paio per prep.); *Nassula* (una in 3 prep.); *Pterodina*, Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*; poche larve e ninfe di *Culex*; *Littorina* |
| 130 | 25/X | 15 | 22,6° | 22,8° | 1,028 (22,6°) | 1,029 (22,8°) | — | Poche *Cryptomonas*, *Urotricha*, *Anophrys*, *Oxytricha*, *Uroleptus* (due in 3 prep.), *Diglena*, *Pterodina*, Nematodi | *Harpacticus*, *Ochtebius*; poche ninfe di *Culex* |
| 131 | 28/X | 15 | 17,5° | 18,8° | 1,019 (17,6°) | 1,030 (18,5°) | pioggia | Poche *Cryptomonas*, *Urotricha*, *Anophrys*, *Uroleptus*, *Euplotes patella*, Nematodi liberi | *Harpacticus*, *Carcinus*, *Littorina* |
| 132 | 30/X | 15 | 19,2° | 19,1° | 1,026 (19°) | 1,026 (19°) | pioggia | Pochi es. di un Flagellato indet. *Urotricha*, *Uroleptus*, *Euplotes patella*, larve di Nematodi | Pochi *Harpacticus*, *Littorina* |
| 133 | 1/XI | 13 | 22° | 22,2° | 1,025 (22,1°) | 1,026 (22,2°) | — | *Amphidinium*, poche *Cryptomonas*, *Prorodon*, Ipotrico indet., *Pterodina* (2 in 3 prep.) | *Ochtebius*, una larva di *Trichocladius*, *Littorina* |
| 134 | 4/XI | 15 | 20,3° | 20,8° | 1,022 (20,2°) | 1,026 (20,8°) | pioggia | Poche *Cryptomonas*, *Urotricha*, *Nassula* (1 in 3 prep.), *Euplotes harpa*, *E. patella*, Ipotrico indet., *Diglena* (una in 3 prep.) | Pochi *Ochtebius*, pochi *Harpacticus*, *Littorina* |
| 135 | 6/XI | 15 | 18,3° | 19,5° | 1,022 (18,5°) | 1,025 (19,4°) | pioggia | Poche *Cryptomonas*, pochissime *Oxyrrhis*, *Prorodon*, *Strombidium*, *Uroleptus*, due sp. di Ipotrichi indet., *Diglena*, *Pterodina*, Nematodi | Pochi *Harpacticus*, una larva di *Chironomus*, *Littorina* |
| 136 | 8/XI | 15 | 17,2° | 18,8° | 1,029 (17,8°) | 1,030 (18,5°) | mare | *Cryptomonas* in forte aumento, *Cyclidium*, *Pterodina* (sei-sette per prep.), Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, molte *Littorina* |
| 137 | 11/XI | 11 | 17,5° | 18,1° | 1,023 (17,3°) | 1,030 (17,9°) | pioggia | — — | Pochissimi *Harpacticus*, pochissimi *Ochtebius* |

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 138 | 13/XI | 15 | 17° | 16,8° | 1,026 (16,9°) | 1,027 (16,6°) | pioggia, mare | Microfauna pressochè scomparsa; in 3 prep., 3—4 es. di Flagellati indet. (due specie) | Pochissimi *Harpacticus*, *Littorina* |
| 139 | 15/XI | 15 | 18,9° | 19,2° | 1,029 (18,9°) | 1,0295(18,2°) | mare | Poche *Cryptomonas*, *Urotricha*, *Nassula*, *Anophrys*, *Diglena*, *Pterodina* | *Harpacticus* in aumento, *Littorina*, *Lygia* |
| 140 | 18/XI | 15 | 18,1° | 18° | 1,030 | 1,030 | — | *Cryptomonas*, Flagellato indet., *Pterodina*, Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, una larva di *Trichocladius* |
| 141 | 22/XI | 12 | — | — | 1,004 (12,3°) | 1,034 (12,3°) | pioggia | — — | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 142 | 25/XII | 12 | — | — | 1,007 (12,3°) | 1,032 (12,3°) | — | Poche *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Nassula*, Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 143 | 27/XI | 14 | — | — | 1,008 (12,3°) | 1,031 (12,3°) | — | *Cryptomonas*, molte *Oxyrrhis*, *Anophrys*, *Diglena* | *Harpacticus*, *Ochtebius* |
| 144 | 29/XI | 15 | 16,2° | 16,5° | 1,010 (16,3°) | 1,028 (16,6°) | — | *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Nassula*, *Uroleptus*, *Euplotes patella*, *Pterodina*, *Diglena*, Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 145 | 3/XII | 16 | 15,4° | 16,4° | 1,011 (15,2°) | 1,024 (16,2°) | — | *Cryptomonas* in aumento, Flagellato indet., *Anophrys*, *Uroleptus*, *Diglena*, Nematodi | *Harpacticus*, *Ochtebius* |
| 146 | 4/XII | 15 | 14,2° | 13,9° | 1,0155(14,4°) | 1,015 (14,4°) | — | — — | *Harpacticus*, pochissimi *Ochtebius* |
| 147 | 6/XII | 15 | 15,2° | 15° | 1,028 (15°) | — | pioggia, mare | Microfauna pressochè scomparsa Flagellato indet. (un es. in 3 prep.), poche larve di Nematodi | Non si vede fauna macroscopica, tranne qualche *Littorina* |
| 148 | 9/XII | 16 | 9,9° | 9,7° | 1,032 (10,2°) | 1,033 (10°) | — | *Cryptomonas*, *Euplotes patella* (due es. in 3 prep.), pochi Nematodi, *Pterodina* (due in 3 prep.) | Pochi *Ochtebius*, *Littorina* |
| 149 | 11/XII | 15 | 13,2° | 12,5° | 1,033 (14,5°) | 1,0315 (14°) | — | *Cryptomonas* in aumento, Flagellato ed Infusorio indet., *Euplotes patella*, *Pterodina* | Pochi *Harpacticus*, pochissimi *Ochtebius*, *Littorina* |
| 150 | 14/XII | 15 | 14,2° | 13,6° | 1,0345(14,2°) | 1,035 (14,5°) | — | *Cryptomonas* in aumento, *Strombidium* (uno in 3 prep.), *Oxytricha*, *Uroleptus*, *Diglena*, *Pterodina* (una in 3 prep.) | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, una larva di *Trichocladius*, due *Littorina* |
| 151 | 16/XII | 14 | 13° | 12,8° | 1,036 (13,6°) | 1,036 (13,5°) | — | *Cryptomonas* in diminuzione, *Nassula*, *Strombidium*, Ipotrico indet., *Diglena*, *Pterodina* (una in 3 prep.), Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, *Littorina* |
| 152 | 18/XII | 15 | 10,4° | 13° | 1,024 (11,9°) | 1,036 (12,4°) | pioggia | *Cryptomonas* in diminuzione, *Oxyrrhis*, *Euplotes harpa*, *Diglena* (una in 3 prep.), Nematodi | *Harpacticus*, *Ochtebius*, *Littorina* in aumento |

| Num. d'ordine | Data | Ora | Temperatura superficiale in situ | Temperatura di fondo in situ | Densità superficiale colla temperatura del saggio durante la misura | Densità di fondo colla temperatura del saggio durante la misura | Invasione della pozzanghera da parte del mare o della pioggia dopo la precedente osservazione | Organismi microscopici | Fauna macroscopica |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 128 | 21/X | 9 | 21,2° | 21° | 1,046 (22°) | 1,045 (22°) | — | *Cryptomonsa* in aumento, Dinoflagellato indet., poche *Urotricha*, *Strombidium*, *Uroleptus*, *Oxytricha*, *Diglena* (due in 3 prep.), *Pterodina* | Molti *Harpacticus*, *Ochtebius*, poche larve di *Trichocladius*; ninfe di *Culex* |
| 129 | 23/X | 15 | 20,8° | 20,8° | 1,028 (20,6°) | 1,028 (21°) | pioggia, mare | Poche *Cryptomonas*, *Urotricha* (un paio per prep.); *Nassula* (una in 3 prep.); *Pterodina*, Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*; poche larve e ninfe di *Culex*; *Littorina* |
| 130 | 25/X | 15 | 22,6° | 22,8° | 1,028 (22,6°) | 1,029 (22,8°) | — | Poche *Cryptomonas*, *Urotricha*, *Anophrys*, *Oxytricha*, *Uroleptus* (due in 3 prep.), *Diglena*, *Pterodina*, Nematodi | *Harpacticus*, *Ochtebius*; poche ninfe di *Culex* |
| 131 | 28/X | 15 | 17,5° | 18,8° | 1,019 (17,6°) | 1,030 (18,5°) | pioggia | Poche *Cryptomonas*, *Urotricha*, *Anophrys*, *Uroleptus*, *Euplotes patella*, Nematodi liberi | *Harpacticus*, *Carcinus*, *Littorina* |
| 132 | 30/X | 15 | 19,2° | 19,1° | 1,026 (19°) | 1,026 (19°) | pioggia | Pochi es. di un Flagellato indet. *Urotricha*, *Uroleptus*, *Euplotes patella*, larve di Nematodi | Pochi *Harpacticus*, *Littorina* |
| 133 | 1/XI | 13 | 22° | 22,2° | 1,025 (22,1°) | 1,026 (22,2°) | — | *Amphidinium*, poche *Cryptomonas*, *Prorodon*, Ipotrico indet., *Pterodina* (2 in 3 prep.) | *Ochtebius*, una larva di *Trichocladius*, *Littorina* |
| 134 | 4/XI | 15 | 20,3° | 20,8° | 1,022 (20,2°) | 1,026 (20,8°) | pioggia | Poche *Cryptomonas*, *Urotricha*, *Nassula* (1 in 3 prep.), *Euplotes harpa*, *E. patella*, Ipotrico indet., *Diglena* (una in 3 prep.) | Pochi *Ochtebius*, pochi *Harpacticus*, *Littorina* |
| 135 | 6/XI | 15 | 18,3° | 19,5° | 1,022 (18,5°) | 1,025 (19,1°) | pioggia | Poche *Cryptomonas*, pochissime *Oxyrrhis*, *Prorodon*, *Strombidium*, *Uroleptus*, due sp. di Ipotrichi indet., *Diglena*, *Pterodina*, Nematodi | Pochi *Harpacticus*, una larva di *Chironomus*, *Littorina* |
| 136 | 8/XI | 15 | 17,2° | 18,8° | 1,029 (17,8°) | 1,030 (18,5°) | mare | *Cryptomonas* in forte aumento, *Cyclidium*, *Pterodina* (sei-sette per prep.), Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, molte *Littorina* |
| 137 | 11/XI | 11 | 17,5° | 18,1° | 1,023 (17,3°) | 1,030 (17,9°) | pioggia | — | — | Pochissimi *Harpacticus*, pochissimi *Ochtebius* |



| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 138 | 13/XI | 15 | 17° | 16,8° | 1,026 (16,9°) | 1,027 (16,6°) | pioggia, mare | Microfauna pressochè scomparsa; in 3 prep., 3—4 es. di Flagellati indet. (due specie) | Pochissimi *Harpacticus*, *Littorina* |
| 139 | 15/XI | 15 | 18,9° | 19,2° | 1,029 (18,9°) | 1,0295(18,2°) | mare | Poche *Cryptomonas*, *Urotricha*, *Nassula*, *Anophrys*, *Diglena*, *Pterodina* | *Harpacticus* in aumento, *Littorina*, *Lygia* |
| 140 | 18/XI | 15 | 18,1° | 18° | 1,030 | 1,030 | — | *Cryptomonas*, Flagellato indet., *Pterodina*, Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, una larva di *Trichocladius* |
| 141 | 22/XI | 12 | — | | 1,004 (12,3°) | 1,034 (12,3°) | pioggia | — | — | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 142 | 25/XII | 12 | | - | 1,007 (12,3°) | 1,032 (12,3°) | — | Poche *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Nassula*, Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 143 | 27/XI | 14 | — | — | 1,008 (12,3°) | 1,031 (12,3°) | — | *Cryptomonas*, molte *Oxyrrhis*, *Anophrys*, *Diglena* | *Harpacticus*, *Ochtebius* |
| 144 | 29/XI | 15 | 16,2° | 16,5° | 1,010 (16,3°) | 1,028 (16,6°) | — | *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Nassula*, *Uroleptus*, *Euplotes patella*, *Pterodina*, *Diglena*, Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 145 | 3/XII | 16 | 15,4° | 16,4° | 1,011 (15,2°) | 1,024 (16,2°) | - | *Cryptomonas* in aumento, Flagellato indet., *Anophrys*, *Uroleptus*, *Diglena*, Nematodi | *Harpacticus*, *Ochtebius* |
| 146 | 4/XII | 15 | 14,2° | 13,9° | 1,0155(14,4°) | 1,015 (14,4°) | — | — | — | *Harpacticus*, pochissimi *Ochtebius* |
| 147 | 6/XII | 15 | 15,2° | 15° | 1,028 (15°) | — | pioggia, mare | Microfauna pressochè scomparsa Flagellato indet. (un es. in 3 prep.), poche larve di Nematodi | Non si vede fauna macroscopica, tranne qualche *Littorina* |
| 148 | 9/XII | 16 | 9,9° | 9,7° | 1,032 (10,2°) | 1,033 (10°) | — | *Cryptomonas*, *Euplotes patella* (due es. in 3 prep.), pochi Nematodi, *Pterodina* (due in 3 prep.) | Pochi *Ochtebius*, *Littorina* |
| 149 | 11/XII | 15 | 13,2° | 12,5° | 1,033 (14,5°) | 1,0315 (14°) | — | *Cryptomonas* in aumento, Flagellato ed Infusorio indet., *Euplotes patella*, *Pterodina* | Pochi *Harpacticus*, pochissimi *Ochtebius*, *Littorina* |
| 150 | 14/XII | 15 | 14,2° | 13,6° | 1,0345(14,2°) | 1,035 (14,5°) | — | *Cryptomonas* in aumento, *Strombidium* (uno in 3 prep.), *Oxytricha*, *Uroleptus*, *Diglena*, *Pterodina* (una in 3 prep.) | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, una larva di *Trichocladius*, due *Littorina* |
| 151 | 16/XII | 14 | 13° | 12,8° | 1,036 (13,6°) | 1,036 (13,5°) | — | *Cryptomonas* in diminuzione, *Nassula*, *Strombidium*, Ipotrico indet., *Diglena*, *Pterodina* (una in 3 prep.), Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, *Littorina* |
| 152 | 18/XII | 15 | 10,4° | 13° | 1,024 (11,9°) | 1,036 (12,4°) | pioggia | *Cryptomonas* in diminuzione, *Oxyrrhis*, *Euplotes harpa*, *Diglena* (una in 3 prep.), Nematodi | *Harpacticus*, *Ochtebius*, *Littorina* in aumento |

## Osservazioni ad intervallo più lungo (Inverno-primavera 1914).

| Num. d'ordine | Data | Ora | Temperatura superficiale in situ | Temperatura di fondo in situ | Densità superficiale colla temperatura del saggio durante la misura | Densità di fondo colla temperatura del saggio durante la misura | Organismi microscopici | Organismi macroscopici |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 153 | 3/I | 15 | 8° | 7,8° | 1,035 (8,6°) | 1,035 (8,5°) | Pochissime *Cryptomonas* e *Oxyrrhis*. *Oxytricha*, *Strombidium* (1 in 3 prep.), *Diglena* (3—4 per prep.), Nematodi | Pochi *Harpacticus* ed *Ochtebius*, molte *Littorina* |
| 154 | 17/I | 15 | 4,9° | 4,7° | 1,024 (4,9°) | 1,027 (4,7°) | Pochissime *Cryptomonas* e *Oxyrrhis*; un Flagellato indetermin. | Pochi *Harpacticus*, 1 larva di *Trichocladius* |
| 155 | 27/I | 16 | 9,4° | 9,2° | 1,008 (9,4°) | 1,030 (9,2°) | Poche *Cryptomonas*, *Anophrys*, *Diglena* (1 per prep.) | Pochi *Harpacticus*, *Ochtebius* |
| 156 | 3/II | 14 | 12,9° | 13,1° | 1,011 (13,3°) | 1,026 (13,4°) | Poche *Cryptomonas*, *Anophrys*, *Diglena* e *Pterodina* (1 per prep.) | *Harpacticus*, *Ochtebius* |
| 157 | 7/II | 15 | 11,4° | 11,4° | 1,014 (11,6°) | 1,014 (11,6°) | Poche *Cryptomonas*, pochissime *Carteria*, *Anophrys*, *Diglena* (1 per prep.), Nematodi | *Harpacticus*, *Ochtebius*, larve di *Trichocladius* |
| 158 | 14/II | 15 | 14° | 15,2° | 1,002 (1,4°) | 1,021 (15°) | *Cryptomonas*, poche *Oxyrrhis*, *Anophrys*, *Strombidium*, Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius*, poche *Littorina* |
| 159 | 15/II | 15 | 16,8° | 17,2° | 1,004 (16°) | 1,015 (16,5°) | *Cryptomonas*, *Strombidium*, Nematodi | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 160 | 24/II | 14 | 12,3° | 12,2° | 1,027 (12,3°) | 1,028 (12,2°) | Microfauna quasi completam. scomparsa; una *Cryptomonas* ed una larva di Nematode in 3 prep. | Poche *Littorina* |
| 161 | 3/III | 15 | 6,9° | 10° | 1,004 (6,9°) | 1,029 (9,2°) | Molte *Cryptomonas*, poche *Oxyrrhis*, *Oxytricha*, Infusorio indet., *Diglena* e *Pterodina* (1 in 3 prep.) | *Harpacticus*, pochi *Ochtebius* |
| 162 | 14/III | 18 | 17,8° | 17,7° | 1,029 (17,8°) | 1,029 (17,7°) | Molte *Cryptomonas* e *Oxyrrhis*, *Strombidium*, *Euplotes patella*, *Uroleptus*, *Diglena*, (1—2 per prep.), *Pterodina*, Nematodi | *Harpacticus*, larva di *Trichocladius*, *Littorina* |
| 163 | 23/III | 15 | 12,2° | 12,6° | 1,027 — | 1,031 — | *Cryptomonas*, Dinoflagellato indeterm., *Diglena*, Nematodi | Pochissimi *Harpacticus*, larve di *Trichocladius* |
| 164 | 30/III | 15 | 22,9° | 22,7° | 1,0335 — | 1,033 — | Poche *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Strombidium*, *Diglena* | *Harpacticus*, *Ochtebius* |
| 165 | 16/IV | 15 | 15° | 15,4° | 1,040 — | 1,045 — | *Cryptomonas*, *Oxyrrhis*, *Nassula*, *Strombidium*, *Euplotes*, *Uroleptus*, *Pterodina*, *Diglena* | Molti *Harpacticus*, *Ochtebius*; 1 larva di *Culex* |
| 166 | 18/IV | 15 | 18,8° | — | 1,060 — | — | *Oxyrrhis*, *Urotricha*, *Euplotes patella*, *Uroleptus*, *Pterodina* | Molti *Harpacticus*, *Ochtebius* |
| 167 | 23/IV | 15 | 27,8° | 27,9° | 1,095 (25,7°) | 1,095 (25,7°) | Poche *Cryptomonas* e *Oxyrrhis* | *Harpacticus*, *Ochtebius*, (larve ed adulti), larve e ninfe di *Culex* |
| 168 | 26/IV | 15 | 19,°8 | 19,8° | 1,122 (19,6°) | 1,122 (19,6°) | Poche *Cryptomonas* attive | Pochi *Harpacticus* attivi, larve e ninfe di *Culex* |

## VIII. Tabella della esperienze.

1. Esperienze eseguite trasferendo *Harpacticus* anabiotici da 1,139 all' acqua marina. La condizione di vita latente si era prodotta in natura il giorno 7/6 1913 per concentrazione graduale della pozza. Per ogni prova vennero adoperati 20 individui[1].

| Num. d'ord. dell' esperienza | Data | Tempo passato dalla immersione in acqua marina al primo guizzo | Osservazioni successive | Numero totale degli individui rivissuti, sopra 20 |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 10-VI | 6′ | Dopo10′ quattro nuotano | 18, dopo 20′ |
| 2 | 12-VI | 7′ | » 14′ sette » | 14, dopo 24′ |
| 3 | 14-VI | 6′ 30″ | » 10′ sette » | 15, dopo 14′ |
| 4 | 15-VI | 7′ 30″ | » 13′ otto-nove » | 16, dopo 25′ |
| 5 | 17-VI | 8′ 40″ | » 30′ sei » | 10, dopo 1h 50′ |
| 6 | 19-VI | 11′ | » 15′ quattro » | 14, dopo 30′ |
| 7 | 21-VI | 10′ 25″ | » 17′ tre » | 7, dopo 42′ |
| 8 | 23-VI | 12′ 45″ | — | 8 dopo 30′. (in 2 altri risveglio temporaneo, subito cessato) |
| 9 | 26-VI | 19′ 42″ | Dopo 25′40″ il primo nuota | 4, dopo 1h (un quinto ha lievemente agitato gli arti, senza riaversi) |
| 10 | 28-VI | 27′ 15″ | Dopo 37′40″ il primo nuota | 5, dopo 2h (2 altri fanno qualche movimento, ma non si rianno) |
| 11 | 29-VI | 27′ | Quasi subito si agita un secondo | 1, che però non raggiunge vivacità normale. 2 altri si muovono stentatamente per breve tempo |
| 12 | 1-VII | 22′ | Dopo 24′30″ si agita un secondo | 1, che non raggiunge vivacità normale. 3 altri si muovono stentatamente per breve tempo |
| 13 | 3-VII | 43′ | — | 1, che non si muove spontaneamente, ma agita gli arti quando venga stimolato |
| 14 | 5-VII | — | — | Nessun sintomo di risveglio, nè spontaneo, nè provocato |
| 15 | 7-VII | 31′ | Pochi istanti dopo un secondo si agita; dopo 45′ un terzo | 3; una femmina si sposta; due si agitano debolmente |
| 16 | 10-VII | 40′ circa | — | Uno si agita debolmente per pochi istanti |
| 17 | 12-VII | — | — | Nessun sintomo di risveglio |
| 18 | 17-VII | — | — | Nessun sintomo di risveglio |
| 19 | 19-VII | — | — | Nessun sintomo di risveglio |

[1] In tutte queste esperienze e nelle successive i giorni, le ore, i minuti primi ed i minuti secondi si contano sempre dal principio dell' esperienza.

2. Risveglio di *Harpacticus*, anabiotici a 1,128, in acque di densità differente (15 individui per ogni saggio).

| Num. d'ordine | Data | Densità dell' acqua usata pel risveglio | Temperatura | Risultato dell' esperienza |
|---|---|---|---|---|
| 20 | 7-VII 14 | 1,020 | 25—26° | Primo guizzo dopo 20′20″, tre nuotano dopo $^1/_2$ ora. Dopo un giorno son cessati i movimenti spontanei; nove individui reagiscono agli stimoli tattili agitando gli arti. Dopo due giorni tutti morti |
| 21 | 7-VII | 1,040 | 25—26° | Primo guizzo dopo 7′. Dopo un giorno sono cessati i movimenti spontanei; due guizzano e gli altri agitano gli arti, se stimolati. Dopo due giorni uno solo reagisce debolmente agli stimoli tattili, dopo tre giorni tutti morti |
| 22 | 7-VII | 1,028 (mare) | 25—26° | Primo guizzo dopo 13′ (12′10″ in una prova successiva). Dopo un giorno non si osservano movimenti spontanei; tre guizzano e sette agitano debolmente gli arti se stimolati. Dopo due giorni uno solo reagisce debolmente agli stimoli tattili; dopo tre giorni tutti morti |
| 23 | 7-VII | 1,050 | 25—26° | Primo guizzo dopo 8′40″; dopo 9′ sette nuotano: Dopo un giorno sei continuano a nuotare, dopo due giorni quattro nuotano ancora, sebbene a lunghi intervalli e gli altri reagiscono agli stimoli tattili; dopo 3 giorni tre reagiscono ancora debolmente agli stimoli; dopo 4 giorni tutti fermi |
| 24 | 7-VII | 1,070 | 25—26° | Primo guizzo dopo 8′20″; dopo 9′ quattro nuotano, ma stentatamente ed a lunghi intervalli. Dopo un giorno nessun guizzo spontaneo nè provocato da stimoli tattili; tredici agitano moderatamente gli arti se stimolati. Dopo due giorni sette reagiscono ancora debolmente. Dopo tre giorni tutti morti |

## 3. Influenza di cambiamenti bruschi di densità.

### a) Passaggio da acqua salmastra ad acqua salata e soprasalata.

| Num. d'ordine | Data | Densità dell'acqua dalla quale vennero tolti gli Harpacticus | Condizioni antecedenti dell' acqua predetta | Densità dell'acqua in cui vennero trasferiti gli Harpacticus | Temperatura dell'acqua | Come si modificano i movimenti degli Harpacticus |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 25 | 18-VI 13 | 1,006 | Acqua ridotta a questa densità diluendola (da 1.030) per parecchi giorni consecutivi | 1,028 | 25° | Depressione lieve e passaggera di vivacità, completamente scomparsa dopo $^1/_2$ ora |
| 26 | 18-VI | 1,006 | id. | 1,040 | 25° | Dopo 3′ 40″, tutti fermi sul fondo; dopo 4—9 ore li trovo tutti nuovamente in moto, sebbene con vivacità un poco minore della normale |
| 27 | 19-VI | 1,006 | id. | 1,050 | 26—27° | 6 individui. Due esperienze; nella prima dopo 2′ 10″; nella secondo dopo 2′50″ tutti fermi sul fondo; si rimettono poi in moto stentatamente |
| 28 | 19-VI | 1,006 | id. | 1,060 | 26—27° | 6 individui. Tutti immobili sul fondo dopo circa 2′. Non riprendono più movimenti spontanei. |
| 29 | 19-VI | 1,006 | id. | 1,070 | 26—27° | 6 individui. Tutti immobili sul fondo dopo 1′ 15″ |
| 30 | 19-VI | 1,006 | id. | 1,080 | 26—27° | 5 individui. Tutti immobili sul fondo dopo 58″ |
| 31 | 28-II | 1,007 | id. | 1,050 | 14° | 6 individui. Tutti immobili dopo circa 3′ |
| 32 | 14-IV 14 | 1,007 | id. | 1,090 | 13° | 6 individui. Tutti immobili sul fondo dopo 1′30″ (il primo dopo 50″ soltanto) |
| 33 | 11-IV | 1,014 | 4 giorni prima l'acqua era stata ridotta a 1.014 allungando acqua delle pozze a 1.021 | 1,050 | 15° | 5 individui. Tutti immobili dopo 2′ 45″; si ridestano poco a poco; il giorno dopo han ripreso vivacità quasi normale |
| 34 | 11-IV | 1,014 | id. | 1,090 | 15° | 10 individui. Tutti fermi dopo 1′ 17″ |

b) Passaggio da acqua di densità marina, o prossima alla marina, in acqua soprasalata.

| Num. d'ordine | Data | Densità dalla quale vennero tolti gli Harpacticus | Condizioni antecedenti dell' acqua | Densità alla quale vennero trasferiti gli Harpacticus | Temperatura dell' acqua | Numero degli individui sperimentati e modificazioni osservate nei loro movimenti |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 35 | 29-I 13 | 1,029 | Acqua raccolta nelle pozze, dopo un periodo di densità relativamente costante | 1,056 | 14—15° | 7 individui. Rallentamento; fermate piu lunghe del consueto; ritorno graduale alle condizioni normali dopo poche ore |
| 36 | 29-I | 1,029 | id. | 1,058 | 14—15° | 8 individui. Rallentamento, fermate più lunghe del consueto; dopo poche ore ritorno a condizioni pressochè normali |
| 37 | 29-I | 1,029 | id. | 1,060 | 14—15° | 6 individui. Rallentamento, fermate assai più lunghe del consueto; si rianno soltanto 5 |
| 38 | 29-I | 1,029 | id. | 1,062 | 14—15° | 6 individui. Rallentamento; dopo 5′ quattro individui si muovono, solo a lunghi intervalli, lungo il fondo; in capo a qualche ora questi ultimi non si muovono più spontaneamente, gli altri si son ripresi, ma non completamente |
| 39 | 29-I | 1,029 | id. | 1,064 | 14—15° | 6 individui. Tutti fermi dopo 5′ 30″, poi ricominciano i guizzi spontanei a brevi intervalli. In capo a 4—5 ore tre soltanto nuotano, gli altri 3 fanno piccoli movimenti sul fondo |
| 40 | 29-I | 1,029 | id. | 1,066 | 14—15° | 6 individui. Dopo 6′ cinque fermi, dopo 4—9 ore come nella esperienza precedente, anche i più vivaci hanno tendenza a mantenersi presso il fondo |
| 41 | 29-I | 1,029 | id. | 1,068 | 14—15° | 6 individui. Dopo 6′ tutti fermi sul fondo, dopo 7′ uno s'innalza nuovamente. In capo a 4—5 ore due soli si muovono spontaneamente |
| 42 | 29-I | 1,029 | id. | 1,070 | 14—15° | 6 individui. Dopo 5′ 30″ tutti fermi sul fondo; qualche guizzo spontaneo si osserva solo dopo 10′. In capo a 4—5 ore due soli si muovono spontaneamente |
| 43 | 30-I | 1,029 | id. | 1,072 | 14—15° | 6 individui. Tutti fermi dopo 5′ 20″ (il primo dopo 2′ 30″), dopo un giorno tre si muovono spontaneamente; uno non reagisce più |
| 44 | 30-I | 1,029 | id. | 1,074 | 14—15° | 6 individui. Dopo circa 5′ tutti fermi sul fondo; subito dopo non si osservano più guizzi spontanei, ma tutti reagiscono agli stimoli. Il giorno dopo due han ripreso movimenti spontanei |

| Num. d'ordine | Data | Densità dalla quale vennero tolti gli Harpacticus | Condizioni antecedenti dell' acqua | Densità alla quale vennero trasferiti gli Harpacticus | Temperatura dell' acqua | Numero degli individui sperimentati e modificazioni osservate nei loro movimenti |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 45 | 30-I 13 | 1,029 | id. | 1,076 | 14—15° | 6 individui. Dopo 4′ tutti fermi (il primo dopo 2′ 30″). Il giorno dopo uno solo ha ripreso a muoversi spontaneamente, quattro reagiscono agli stimoli; uno non reagisce |
| 46 | 30-I | 1,029 | id. | 1,078 | 14—15° | 6 individui. Dopo 4′ circa tutti fermi. Il giorni dopo uno guizza spontaneamente, ma con movimenti un po' stentati; gli altri reagiscono agli stimoli tattili |
| 47 | 30-I | 1,029 | id. | 1,080 | 14—15° | 8 individui. Dopo 2′ 40″ circa tutti fermi. Il giorno dopo uno guizza spontaneamente, cinque reagiscono agli stimoli e due non reagiscono affatto |
| 48 | 30-I | 1,029 | id. | 1,082 | 14—15° | 6 individui. Tutti fermi sul fondo dopo 2′ 10″, a brevissima distanza l'uno dall'altro e cessano subito, tranne uno, di reagire agli stimoli tattili |
| 49 | 30-I | 1,029 | id. | 1,084 | 14—15° | 6 individui. Tutti fermi sul fondo dopo 2′ 30″; cessano subito di reagire agli stimoli tattili. Osservati dopo 4—5 ore nessun movimento spontaneo, ma cinque sopra sei han ripreso la facoltà di reagire |
| 50 | 31-I | 1,029 | id. | 1,086 | 14—15° | 6 individui. Tutti fermi sul fondo dopo 2′ 20″ (i primi cinque dopo 2′); cessano subito di reagire |
| 51 | 31-I | 1,029 | id. | 1,088 | 14—15° | 6 individui. Tutti fermi sul fondo dopo 2′ 20″ circa; cessano subito di reagire. In capo a 4—5 ore quattro su sei han ripreso la facoltà di reagire agli stimoli tattili |
| 52 | 31-I | 1,029 | id. | 1,090 | 14—15° | 7 individui. Tutti fermi sul fondo dopo 2′ 10″; cessano subito di reagire. Il giorno dopo sei reagiscono agli stimoli tattili; ma di questi tre danno reazioni deboli, limitate alle sole antenne |
| 53 | 31-I | 1,029 | id. | 1,097 | 14—15° | 6 individui. Tutti fermi dopo 2′ circa (a cagione della forte densità sono immobilizzati prima di toccare il fondo). Il giorno dopo tre sopra sei danno reazioni molto deboli |
| 54 | 31-I | 1,029 | id. | 1,100 | 14—15° | 6 individui. Tutti fermi dopo 1′ circa. Il giorno dopo non reagiscono più agli stimoli tattili |
| 55 | 13-V 13 | 1,029 | id. | 1,070 | 21° | 8 individui. Tutti fermi sul fondo dopo 8′; dopo 10′ si nota un aumento di vivacità; osservata dopo un giorno la coltura è tornata in condizioni pressochè normali |

| Num. d'ordine | Data | Densità dalla quale vennero tolti gli Harpacticus | Condizioni antecedenti dell' acqua | Densità alla quale vennero trasferiti gli Harpacticus | Temperatura dell'acqua | Numero degli individui sperimentati e modificazioni osservate nei loro movimenti |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 56 | 13-V 13 | 1,029 | id. | 1,080 | 21° | 6 individui. Tutti fermi sul fondo dopo 5′ 40″; ripresa incompleta di vivacità. Osservati dopo 24 ore si muovono a non più di tre per volta e con velocità minore della normale |
| 57 | 13-V | 1,029 | id. | 1,090 | 21° | 8 individui. Tutti fermi sul fondo dopo 3′ 25″ (il primo dopo 2′). Osservati dopo 24 ore, sei nuotano stentatamente, due non si muovono e non reagiscono agli stimoli tattili |
| 58 | 13-V | 1,029 | id. | 1,100 | 21° | 6 individui. Dopo 1′ 50″ tutti fermi. Osservati dopo 24 ore nessun movimento spontaneo; due reagiscono a semplici scosse della vaschetta; tre alla stimolazione coll' ago; uno non reagisce. |
| 59 | 13-V | 1,029 | id. | 1,110 | 21° | 7 individui. Dopo 55′ tutti fermi alla superficie, cadono poi lentamente al fondo. Osservati dopo 24 ore, nessuno reagisce più allo scuotimento della vaschetta; quattro soltanto reagiscono agli stimoli tattili. |
| 60 | 16-V | 1,028 | I Copepodi eran stati trasferiti due giorni prima dall' acqua di pozza in acqua marina | 1,070 | 19—20° | 8 individui. Leggera depressione nel l'attività della coltura, che si manifesta specialmente 6—7′ dopo il trasporto e poi gradualmente scomparisce |
| 61 | 16-V | 1,028 | id. | 1,080 | 19—20° | 13 individui. Il massimo numero d'individui contemporaneamente fermi si osserva dopo 6′; poi ripristino graduale dell' attività che tuttavia, il giorno successivo si dimostra un poco inferiore alla normale |
| 62 | 16-V | 1,028 | id. | 1,090 | 19—20° | 9 individui. Dopo 6′ tutti fermi sul fondo. Dopo un giorno cinque nuotano un po' stentatamente, ma innalzandosi fin presso la superficie |
| 63 | 16-V | 1,028 | id. | 1,100 | 19—20° | 8 individui. Dopo 2′ 50″ tutti fermi sul fondo. Il giorno dopo sei reagiscono agli stimoli tattili agitando gli arti, uno solo stimolato si mette in moto per breve tratto |
| 64 | 16-V | 1,028 | id. | 1,110 | 19—20° | 15 individui. Dopo 1′ 45″ tutti fermi Esaminati dopo poche ore non reagiscono agli stimoli tattili; dopo due giorni uno solo reagisce |
| 65 | 16-XI | 1,029 | id. | 1,090 | 16° | 8 individui. Tutti fermi dopo 1′ 50″. Il giorno dopo uno si muove spontaneamente; quattro altri quando vengono stimolati |

| Num. d'ordine | Data | Densità dalla quale vennero tolti gli Harpacticus | Condizioni antecedenti dell' acqua | Densità alla quale vennero trasferiti gli Harpacticus | Temperatura dell'acqua | Numero degli individui sperimentati e modificazioni osservate nei loro movimenti |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 66 | 16-XI 13 | 1,029 | id. | 1,100 | 16° | 7 individui. Tutti fermi dopo 58″. Il giorno dopo reagiscono quattro su sette, uno energicamente; gli altri piuttosto debolmente |
| 67 | 16-XI | 1,029 | id. | 1,110 | 16° | 5 individui. Tutti fermi dopo 43″ (il primo dopo 26″). Nessun movimento spontaneo nè provocato |
| 68 | 16-XI | 1,029 | id. | 1,120 | 16° | 5 individui. Due esperienze successive; nella prima tutti fermi dopo 28″; nella seconda dopo 30″ |
| 69 | 16-XI | 1,029 | id. | 1,130 | 16° | 4 individui. Tutti fermi dopo 19—20″; cessa quasi immediatamente ogni movimento spontaneo o provocato |
| 70 | 16-XI | 1,029 | id. | 1,140 | 16° | 4 individui. Tutti fermi dopo 14″. Cessa ogni movimento, spontaneo o provocato |
| 71 | 16-XI | 1,029 | id. | 1,150 | 16° | 4 individui. Dopo 11″ tutti fermi; cessano subito i movimenti così spontanei, come provocati |
| 72 | 7-III 14 | 1,029 | id. | 1,150 | 15—16° | 20 individui. Dopo 11″ tutti fermi; cessano subito i movimenti così spontanei come provocati |
| 73 | 26-VI 13 | 1,027 | Acqua della pozza; due settimane prima, un periodo di forte concentrazione | 1,200 | 22—23° | Molti individui. Tutti fermi dopo 5—6″ |

## c) Passaggio da acqua soprasalata ad acqua più fortemente concentrata.

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 74 | 4-VI 13 | 1,074 | Acqua raccolta la vigilia nella pozza | 1,080 | 25—26° | 15 individui. Non si manifesta alcun sensibile cambiamento |
| 75 | 4-VI | 1,074 | id. | 1,090 | 25—26° | 15 individui. Non si osserva alcun sensibile cambiamento |
| 76 | 4-VI | 1,074 | id. | 1,100 | 25—26° | Molti indiv. Dopo 5′ parecchi sono fermi sul fondo ma si rimettono in moto quasi subito; dopo $^1/_4$ d'ora una metà circa degli individui nuota, ma alquanto più lentamente del normale |
| 77 | 20-X 13 | 1,045 | Acqua raccolta al mattino nella pozza | 1,080 | 18° | 7 individui. Dopo 6′ sono fermi contemporaneamente cinque, dopo $^1/_4$ ora la vivacità è di nuovo in aumento |
| 78 | 20-X | 1,045 | id. | 1,090 | 18° | 7 individui. Tutti fermi dopo 4′ 30″ (il primo dopo 3′); ma subito dopo due ricominciano a muoversi |

| Num. d'ordine | Data | Densità dalla quale vennero tolti gli Harpacticus | Condizioni antecedenti dell' acqua | Densità alla quale vennero trasferiti gli Harpacticus | Temperatura dell'acqua | Numero degli individui sperimentati e modificazioni osservate nei loro movimenti |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 79 | 20-X 13 | 1,045 | id. | 1,100 | 18° | 7 individui. Tutti fermi dopo 1′ 50″ (i primi sei dopo 1′35″); poi immobilità completa |
| 80 | 27-VI 14 | 1,039 | Acqua concentrata lentamente nella pozza | 1,080 | 24° | Tre esperienze successive, ciascuna con 7 individui. Tutti immobili rispettivamente dopo 1′ 24″, 1′ 21″, 1′ 25″. Tre esperienze di confronto vennero fatte con *Harpacticus* trasferiti un quarto d'ora prima da 1,039 ad acqua di mare. Questi ultimi si immobilizzarono rispettivamente in 59″, 59″, 58′ |
| 81 | 30-VI 14 | 1,066 | La stessa acqua, ulteriormente concentrata nella pozza | 1,110 | 25° | Due esperienze successive, ciascuna con 10 individui. Tutti immobili rispettivamente dopo 1′ 11″, 1′ 10″. Dopo 3—4 minuti ricominciano movimenti spontanei da parte di 3—4 individui Due esperienze di confronto vennero fatte con *Harpacticus* trasferiti la vigilia da 1,040 ad acqua di mare. Questi sono immobilizzati rispettivamente in 29″, 34″ e non reprendono per quel giorno, i movimenti spontanei |
| 82 | 1-VII 14 | 1,080 | id. | 1,110 | 25° | 10 individui. Massima depressione dopo 1′ 25″. Prima che l'ultimo si fermi, uno si è già rimesso in moto, dopo 3′ ve ne sono già quattro in moto. In un' esperienza di confronto 1,066—1,110 si fermano tutti dopo 1′ 15″; subito dopo si muove nuovamente uno; dopo 45′ sono in moto quattro In una seconda esperienza di confronto 1,027—1,110 son tutti immobili dopo 20′ circa |

d) Passaggio da acqua salata, salmastra o soprasalata, ad acqua dolce o leggermente salmastra.

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 83 | 3-IV 13 | 1,028 | Copepodi raccolti nella pozza a 1.034 e trasferiti da pochi giorni in acqua marina | 1,000 | 15—16° | 6 individui. Diminuzione graduale di vivacità. Dopo 20′ son tutti fermi contemporaneamente per un periodo di 9″. Dopo 45′ sensibile ripresa di attività, da parte di tutti gli individui, sebbene i movimenti siano impacciati ed interrotti da pause; dopo un giorno tutti morti |
| 84 | 22-IV 13 | 1,029 | Acqua con Copepodi raccolta a Sturla qualche giorno prima | 1,000 | 14° | 6 individui. Depressione graduale; dopo 12—13′ tutti fermi per $^1/_2$ minuto. La depressione continua; in capo ad un giorno tutta la coltura è morta |

| Num. d'ordine | Data | Densità dalla quale vennero tolti gli Harpacticus | Condizioni antecedenti dell' acqua | Densità alla quale vennero trasferiti gli Harpacticus | Temperatura dell'acqua | Numero degli individui sperimentati e modificazioni osservate nei loro movimenti |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 85 | 23-IV 13 | 1,028 | Acqua con Copepodi raccolta a Sturla quattro giorno prima | 1,000 | 14—15° | 11 individui. Depressione graduale; dopo 8′ son tutti fermi contemporaneamente per qualche istante, dopo 25′ è sensibile un aumento di vivacità, dopo tre ore la vivacità non è molto inferiore alla normale; dopo due giorni si mantengono le stesse condizioni |
| 86 | 23-IX 13 | 1,029 | Acqua appena raccolta nella pozza | 1,000 | 20° | 11 individui. Circa 300 individui. Diminuzione graduale di vivacità; in capo ad un giorno tutta la coltura è morta |
| 87 | 28-XII 13 | 1,029 | Copepodi raccolti nella pozza e trasferiti in acqua marina | 1,000 | 10—11° | Una cinquantina d'individui. Diminuzione graduale di attività, in capo ad un giorno tutta la coltura è morta |
| 88 | 30-XII 13 | 1,030 | Acqua con Copepodi appena raccolti nella pozza | 1,000 | 7° | Molti individui. Diminuzione lenta e continua di attività e in poche ore morte |
| 89 | 9-IV 14 | 1,033 | Copepodi appena raccolti nella pozza | 1,000 | 20—21° | 200 individui circa. Dopo $^1/_2$ ora tutti fermi. Il giorno dopo una ventina di *Harpacticus* ha ripreso vivacità quasi normale. Tutti morti in capo a tre giorni |
| 90 | 11-VII 14 | 1,025 | Acqua raccolta nella pozza | 1,000 | 25—26° | Un centinaio di individui. Dopo circa un' ora tutti fermi; poi ripresa graduale dei movimenti. Dopo 24 ore nuotano circa 50; dopo 3 giorni 12; uno si mantiene attivo sino al quinto giorno. Il sesto giorno son tutti morti |
| 91 | 11-IV 13 | 1,016 | Acqua della pozza diluita da un acquazzone | 1,000 | 16—17° | 7 individui. Depressione leggera; non si fermano contemporaneamente a più di due per volta. Il saggio, esaminato dopo 4—5 ore, dimostra vivacità pressochè normale |
| 92 | 15-II 14 | 1,015 | Strato inferiore della pozza, a densità bassa da parecchi giorni | 1,000 | 15—16° | Molti individui. Quasi tutti immobilizzati in capo ad un' ora; la depressione continua; in capo ad un giorno tutti morti |
| 93 | 19-II 14 | 1,007 | Strato inferiore della pozza, a densità bassa da parecchi giorni, allungata poco a poco | 1,000 | 15—16° | Molti individui. Depressione graduale; dopo un' ora tutti fermi, più tardi si nota una leggera ripresa di attività; in capo a due giorni sono in vita soltanto tre femmine; gli altri sono morti |
| 94 | 3-II 13 | 1,056 | Copepodi viventi da 5 giorni in quest' acqua, ottenuta colla evaporazione di acqua marina | 1,000 | 15° | 3 individui. Diminuzione di attività dopo 15′ tutti fermi contemporaneamente; esaminati dopo 5 ore sono tornati in condizioni pressochè normali; segue nuova depressione e morte |

| Num. d'ordine | Data | Densità dalla quale vennero tolti gli Harpacticus | Condizioni antecedenti dell' acqua | Densità alla quale vennero trasferiti gli Harpacticus | Temperatura dell'acqua | Numero degli individui sperimentati e modificazioni osservate nei loro movimenti |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 95 | 5-VI 13 | 1,090 | Acqua con Copepodi raccolta nella pozza a 1.093 e poi diluita sino a 1.09 | 1,000 | 22—23° | 14 individui. Dopo 1′ 30″ tutti fermi sul fondo; ripresa lenta dei movimenti; dopo un giorno dieci nuotano, due reagiscono agli stimoli tattili e due non reagiscono |
| 96 | 15-II 14 | 1,015 | Acqua della pozza appena diluita dalla pioggia | 1,004 | 14—15° | Molti individui. Dopo una ripresa di vivacità la depressione continua. Dopo due giorni in parte nuotano, in parte sono immobili, dopo tre giorni tutti morti |

e) Risveglio spontaneo, o determinato dall' acqua marina, di *Harpacticus* anabiotici per cambiamento brusco di densità.

| Num. d'ordine | Data | Cambiamento di densità sopportato | Temp. dell' acqua | Risultato dell' esperienza |
|---|---|---|---|---|
| 97 | 6-IV 13 | 1,029—1,150. | 15° circa | Dopo $^3/_4$ d'ora vengono isolati 87 individui; ne rinascono 48. Dopo 24 ore non ne rinasce più alcuno. Nel frattempo nessuna ripresa spontanea di movimento |
| 98 | 1-VII 14 | 1,028—1,110 | 24—25° | Riacquistano dopo qualche tempo la facoltà di reagire agli stimoli tattili agitando gli arti. In capo a 6 giorni dieci individui vengono trasferiti in acqua marina; ne rinascono quattro. In capo a 7 giorni una metà circa reagisce agli stimoli; l'ottavo giorno non ne rinasce più alcuno in acqua marina |
| 99 | 20-X 14 | 1,028—1,100 | 16° circa | Si rianno lentamente; in capo a 4 giorni cinque individui sopra 8 fan piccole nuotate spontanee. Dopo la vivacità diminuisce gradatamente; in capo a 9 giorni uno solo fa movimenti spontanei, molto stentati; dopo 11 giorni sono tutti immobili e non rinascono in acqua marina |

## Bibliografia.


1905. Artom, C., Osservazioni generali sull' *Artemia salina* Leach delle saline di Cagliari. Z. Anz. 29. Bd. p. 284—291.

1907. — Le variazioni del' *Artemia salina* (Leach) di Cagliari sotto l'influsso della salsedine. Mem. Accad. Sc. Torino (2). Vol. 57 p. 221—254. Tav. 1.

1914. Becquerel, P., La vie latente. Sa nature et ses conséquences pour certaines doctrines de la biologie contemporaine. Rév. Gén. Sc. pur. appliq. Ann. 25, n. 11. 15 juin.

1905. Bohn, G., Impulsions motrices d'origine oculaire chez les Crustacés. Bull. Inst. Gén. Psychol. Paris 5. Ann. p. 412—456.

1911. Calman, W., Exhibition of living specimens of the Brine-Shrimp (*Artemia salina*) bred from Tidman's sea salt. Proc. Z. Soc. London, 1911, p. 986.

1902. Cavara, F., Resistenza fisiologica del *Microcoleus chtonoplastes* Thur a soluzioni anisotoniche. Nuovo Giorn. Bot. Ital. Vol. 9, p. 60—80.

1906. — Alcune osservazioni sulla *Dunaliella salina* (Dun.) Teodoresco delle saline di Cagliari. Redic. Accad. Sc. Napoli, 1906, fasc. 12.

1899. *Dangeard, P. A., Mémoire sur les Chlamydomonadinéés ou l'histoire d'une cellule. Le Botaniste. Sér. 6, p. 65—264.

1897. Davenport, C. B., Experimental Morphology. Part 1, New York.

1911. Doflein, F., Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena.

1841. Dujardin, F., Histoire naturelle des Zoophytes Infusoires. Paris.

1884. *Entz, G., Über Infusorien des Golfes von Neapel. Mitteil. Z. Stat. Neapel, 5. Bd. p. 289—344. Taf. 20—24.

1912. Ewald, W. P., On artificial modification of light reactions and the influence of electrolytes on phototaxis. Journ. Exper. Z. Vol. 13 p. 591—612.

1901. Ferronière, G., Etudes biologiques sur la faune supralitorale de la Loire Inferieure. Thèse. Nantes.

1899. Ficalbi, E., Venti specie di Zanzare (*Culicidae*) italiane. Firenze.

1900. Florentin, R., Etudes sur la faune des mares salées de Lorraine. Ann. Sc. Nat. Z. (8). Tome 10 p. 209—349. Plc. 8—10.

1913. Forti, A., Primi studi per una esplorazione limnobiologica dell' Oriente. Nuova Notarisia. Serie 24, p. 1—16.

1894. Giard, A., L'anhydrobiose, ralentissement des phénomenes vitaux sous l'influence de la déshydratation progressive. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome 1 (10) p. 497—500.

1912. Hjort, & Murray, J., The depths of the Ocean. London.

1886. *Hudson, C. T. & Gosse, P. H., The Rotifera or Wheel-Animalcules. London.

1906. Issel, R., Sulla termobiosi negli animali acquatici. Atti Soc. Ligustica Genova. Vol. 17 p. 1—72. Tav. 1.

1912. — Una nuova forma di vita latente nella fauna sopralitorale. Z. Anz. 46. Bd. p. 13—16.

1880—82. Kent, W. S., A manual of the Infusoria. London.

1909. Legendre, R., Recherches physico-chimiques sur l'eau de la côte à Concarneau. Bull. Inst. Océan. Monaco. N. 144.

1908. Levy, A., Recherches océanographiques faites dans la région litorale de Concarneau pendant l'été de 1907. ibid. N. 111.

1906. Loeb, J., The dynamics of living matter. New York.

1914. Noc, F., La durée de conservation des Protozoaires à l'état humide ou desseché. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome 76. 1914. p. 167—168.

1885. Nussbaum, J., Über die Theilbarkeit der lebenden Materie. I. Mittheilung.— Die spontane und künstliche Theilung der Infusorien. Arch. Mikr. Anat. 26. Bd. p. 485—538. Taf. 18—21.
1897. — Vom Überleben lufttrocken gehaltener encystierter Infusorien. Z. Anz., 20. Bd.
1913. Polimanti, O., Il letargo. Roma.
1901. *Roux, J., Faune infusorienne des eaux stagnantes des environs de Genève. Mem. Inst. Nat. Genève. Tome 19.
1896. *Schewiakoff, W., Infusoria Aspirotricha (Holotricha auctorum). Mem. Acad. Imp. Petersbourg (8). Vol. 4. p. 1—395. Plc. 1—5.
1913. Savi, L., Nuovi Ciliofori appartenenti alla microfauna del lago-stagno craterico di Astroni. Nota preliminare. Monit. Zool. Anno 24, n. 4. p. 95—100.
1910. Senn, G., *Oxyrrhis*, *Nephroselmis* und einige Euflagellaten, nebst Bemerkungen über deren System. Zeit. wiss. Z. Bd. 97 p. 605—672. Taf. 30—31.
1867. *Stein, F., Der Organismus der Infusionstiere. 2. Abth. Die Naturgeschichte der heterotrichen Infusorien. Leipzig.
1878. *— Idem, 3. Abth. Die Naturgeschichte d. Flagellaten oder Geißelinfusorien. Leipzig.
1910. Steuer, A., Planktonkunde. Leipzig und Berlin.
1903. *Wille, N., Algologische Notizen, 9. Nyt Magazin Naturvidensk. Bd. 41, p. 89—94. Taf. 3.

# Spiegazione delle Tavole.

## Tav. 4.

Alcuni organismi delle pozze di scogliera soggetti alla vita latente per concentrazione dell' acqua.

Fig. 1. *Harpacticus fulvus* Fischer, maschio adulto, veduto dal dorso, in acqua a 1,028; × 80.
Fig. 2. *Harpacticus fulvus*, femmina non ancora a completo sviluppo, veduta dal dorso, in acqua a 1,028; × 80.
Fig. 3. *Harpacticus fulvus*, maschio anabiotico in acqua a 1,130; × 80.
Fig. 4. *Harpacticus fulvus*, un segmento addominale di un maschio anabiotico per mostrare le alterazioni dei muscoli; × 500.
Fig. 5. *Pterodina clypeata* Ehrbg., femmina espansa in acqua a 1,028; × 350.
Fig. 6. *Pterodina clypeata* Ehrbg., femmina anabiotica a 1,098; × 350.
Fig. 7. *Cryptomonas ovata* Ehrbg., var.? in acqua 1,030; × 2000 circa.
Fig. 8. *Carteria subcordiformis* Wille, in acqua a 1,030; × 2000 circa.
Fig. 9. *Carteria subcordiformis*, individuo anabiotico a 1,160; × 1000 circa.
Fig. 10. *Rhabdostyla harpactici*, n. sp., individuo espanso, × 1000 circa.
Fig. 11. *Rhabdostyla harpactici*, individuo anabiotico a 1,104.

## Tav. 5.

Infusorî ed altri animali delle pozze di scogliera non sogetti alla vita latente.

Fig. 12. *Urotricha salina* n. sp.; × 1500.
Fig. 13. *Uroleptus retusus* n. sp., veduto ventralmente; × 600 circa.
Fig. 14. *Diglena marina* (Duj.); × 800.
Fig. 15. *Ochtebius subinteger* Muls. che cammina a ventre in alto sul velo superficiale del liquido colla sua bolla d'aria; × 25.

[1] I lavori segnati con asterisco furono consultati soltanto per la determinazione delle specie.

**R. FRIEDLÄNDER & SOHN IN BERLIN, NW. 6.**

Von uns sind in Sonderdrucken zu beziehen:

# DR. MAX SAMTER

**Märkische Seen** in Areal und Maximaltiefe. 1910. 13 Seiten mit Karte. M. —.60

**Zehn märkische Seen.** 1912. 28 Seiten, gr. 8° mit 5 farbigen Karten. M. 2.—

**Beiträge zur Fauna des Madüsees in Pommern.** Vorwort. 1905. 3 Seiten 8°. M. —.80

**Der Madüsee.** Beiträge zur Fauna. 3. Mitteilung. 1905. gr. 8°. 34 Seiten mit großer Karte. M. 2.—

**Die Variationen bei Artemia salina Leach,** und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. (Mit Heymons.) 1902. 4°. 62 Seiten. M. 2.—

**Biologische Eigentümlichkeiten der Mysis relicta,** Palasiella quadrispinosa und Pontoporeia affinis, erklärt aus ihrer eiszeitlichen Entstehung. 1904. 8°. 19 Seiten. M. —.60

**Geographische Verbreitung von Mysis relicta,** Palasiella quadrispinosa, Pontoporeia affinis in Deutschland, als Erklärungsversuch ihrer Herkunft. 1905. 34 Seiten mit 6 Tafeln. M. 2.50

**Studien zur Entwicklungsgeschichte an Leptodora hyalina Lillj.** 1900. 8°. 92 S. u. 6 Tafeln. M. 5.—

**Die Veränderung der Form und Lage der Schale von Leptodora hyalina Lillj,** während der Entwicklung. 1895. 8°. 8 Seiten m. 7 Figuren. M. 1.—

**Fang und Konservierung der relikten Krebse.** (Mit Weltner). 1906. 8°. 12 Seiten m. 2 Tafeln. M. 1.—

**Das Messen toter und lebender Fische** für systematische und biologische Untersuchungen. 1906. 8°. 43 Seiten mit 31 Figuren. M. 2.—

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

**22. Band, Nr. 8.**

**Gustav Stiasny,** Studien über die Entwicklung des Balanoglossus clavigerus Delle Chiaje. II. Darstellung der weiteren Entwicklung bis zur Metamorphose.

pag. 255—290. Mit 13 Figuren im Text und Tafel 6—9.

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1914.

*Ausgegeben den 8. Dezember 1914.*

# Studien über die Entwicklung des Balanoglossus clavigerus Delle Chiaje.

## II. Darstellung der weiteren Entwicklung bis zur Metamorphose.

Von

Dr. **Gustav Stiasny** (Neapel).

Mit 13 Figuren im Text und Tafel 6—9.

(Mit Unterstützung der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien.)

## Inhaltsverzeichnis.

Einleitung . . . . . 255
Die progressive Entwicklung bis zum Stadium der *Tornaria krohnii* . . . . . 256
Die Entwicklung der Herzblase . . . . . 263
Die Bildung des zweiten Cölomsäckchenpaares (des Kragencöloms) . . . . . 270
Die regressive Entwicklung bis zur Metamorphose . . . . . 274
Einige anatomisch-histologische Details . . . . . 280
Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse . . . . . 286
Literatur . . . . . 287
Erklärung der Abbildungen . . . . . 288

## Einleitung.

Im ersten Teile meiner Studien über die Entwicklung des *Balanoglossus clavigerus* Delle Chiaje (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 110, 1914) habe ich die progressive Entwicklung bis zum Stadium der »*Tornaria mülleri*« behandelt. Der vorliegende zweite Teil umfaßt die Darstellung der weiteren Entwicklung bis zum Stadium der »*Tornaria krohnii*« und der regressiven Entwicklung bis einschließlich des »eingekerbten Stadiums«.

Seit Abschluß des ersten Teiles dieser Studien wurde meine Untersuchung durch Verleihung einer weiteren Subvention aus dem Legate Wedl von seiten der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien gefördert, wofür ich auch an dieser Stelle meinen Dank sage.

## Die progressive Entwicklung bis zum Stadium der „*Tornaria krohnii*".

Die auf das Entwicklungsstadium der »*Tornaria mülleri*« unmittelbar folgenden Stadien sind von mehreren Forschern bereits beobachtet worden, ohne daß jedoch ihre Zugehörigkeit in den Entwicklungskreis des *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. erkannt worden wäre. Der erste, der die »*Tornaria krohnii*« beobachtete, war wohl Johannes Müller (1), der bei Marseille diese Larve im Plankton auffand. Spengel (10) meint zwar (p. 374), daß die auf Taf. V, Fig. 4—9 abgebildeten Larven Müllers nicht mehr ganz normale, sondern etwas geschrumpfte »*Tornaria mülleri*« darstellen. Ich kann mich jedoch dieser Meinung nicht anschließen und halte die abgebildeten Stadien für solche der »*Tornaria krohnii*«, da mir die seitens Spengels vorgebrachten Gründe nicht stichhaltig genug erscheinen, und ich nicht glauben kann, daß »der gewellte Verlauf der Wimperschnüre erst durch Mißhandlung der Larven hervorgerufen ist, normaler Weise aber nicht vorhanden war«. — Weitere Beobachtungen darüber liegen von Krohn (2) vor, der in einem Briefe an Joh. Müller eine *Tornaria* mit stark gewellten Loben beschrieb und 2 nicht gerade als sehr gelungen zu bezeichnende Skizzen der Larve gab. (Beide Autoren orientieren die Larve in umgekehrter Weise als wie jetzt üblich, also mit dem Augen tragenden Scheitelpole nach unten, den After nach oben, ein Irrtum der später von Agassiz (5) richtig gestellt wurde.)

Die Abbildung Bournes (8, Taf. VIII, Fig. 13) läßt keinen sicheren Schluß zu, ob ihm das »*mülleri*«- oder »*krohnii*«-Stadium der *Tornaria* vorlag, denn die erwähnte Figur zeigt wohl deutliche Lateralloben, aber fast gar keine Sekundärloben. Nach meiner Auffassung stellt die abgebildete Larve ein Übergangsstadium von der *Tornaria mülleri* zur *T. krohnii* dar. Spengel (10) benennt in seiner großen Monographie die von Krohn beschriebene Larve als »*T. krohnii*« und unterscheidet sie, als von einer anderen adulten Form stammend als »gute Art« von »*Tornaria mülleri*«. Er führt eine neue Nomenclatur zur Bezeichnung der Loben usw. ein und fährt dann wörtlich fort (p. 376): »Über die Entwicklung des Wimperapparates der *Tornaria krohnii* kann ich mitteilen, daß ein im wesentlichen der *Tornaria mülleri* gleichendes Stadium ohne Sekundärloben durchlaufen wird, und erst später diese zur Ausbildung gelangen. Ich habe es versäumt, die äußeren Merkmale dieser beiden nebeneinander auftretenden Arten schon für die jüngeren Entwicklungsstadien beider genau festzustellen. In meinen Präparaten sind beide Arten durcheinander ge-

raten, so daß ich nur für die vorgeschritteneren Stufen anzugeben vermag, ob *Tornaria mülleri* oder *krohnii* vorliegt«[1]. — Daß die »*Tornaria mülleri*« ein Entwicklungsstadium der »*Tornaria krohnii*« ist, deutet Spengel im ersten Satze an, im zweiten spricht er von den zwei nebeneinander auftretenden Arten, im dritten sagt er, daß er nur die vorgeschrittene *T. mülleri* von der vorgeschrittenen *T. krohnii* unterscheiden könne. Spengel ist sich über diese wichtige Frage gar nicht klar geworden und scheint auch keine Ahnung gehabt zu haben, daß er hier der Lösung eines wichtigen Problems auf der Spur war. Die vorgeschrittene »*Tornaria mülleri*« ist eben die »*Tornaria krohnii*«. Wodurch sich das »im wesentlichen der *Tornaria mülleri* gleichende Stadium ohne Sekundärloben«, das der *T. krohnii* angehört, von dem entsprechenden der *T. mülleri* unterscheiden soll, die Antwort auf diese Frage ist Spengel schuldig geblieben, wie er meint, »weil in seinen Präparaten die Arten durcheinander geraten sind«, in Wahrheit aber, weil diese Formen identisch sind und in den Entwicklungskreis ein und desselben Tieres gehören, nämlich des *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. — An einer anderen Stelle (p. 432) spricht Spengel die Vermutung aus, daß die »*Tornaria krohnii*« zu einer *Ptychodera*-Art gehören dürfte.

Morgan (11) beschreibt in seiner zweiten großen Arbeit auch einige dem *Tornaria krohnii*-Stadium entsprechende Entwicklungsstadien, doch unterscheiden sich dieselben schon äußerlich von der typischen »*Tornaria krohnii*« aus dem Mittelmeer dadurch, daß das longitudinale Wimperband mit kleinen Tentakeln besetzt ist.

Eine ähnliche gleichfalls mit Tentakeln auf dem longitudinalen Wimperstreifen besetzte *Tornaria* — die nachträglich als *T. ritteri* Spengel bezeichnet wurde — in dem der *T. krohnii* entsprechenden Stadium, d. i. mit sekundären Loben und Sätteln und Lateralloben beschreibt Wm. E. Ritter (12). Auch die von diesem Autor gemeinsam mit B. M. Davis (15) beschriebene *T. hubbardi*, die durch das außerordentlich frühe Auftreten von Kiemenspalten gekennzeichnet ist, entspricht dem Stadium der Neapler *T. krohnii typica*.

In einer kurzen Mitteilung stellte ich (19) das Vorkommen der *Tornaria krohnii* in den dalmatinischen Gewässern fest und erwähnte einige geringfügige Unterschiede der adriatischen und Neapler Form. Seither habe ich (19a) dieses Entwicklungsstadium von *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. auch im Plankton des Golfes von Triest nachweisen können und daselbst regelmäßig aufgefunden.

---

[1] Von mir gesperrt.

Der Hauptunterschied zwischen *Tornaria mülleri* und *krohnii* besteht nach Spengel in dem Vorhandensein von 4—5 Paaren sekundärer Loben an den primären Ventral- und Dorsalloben, ferner eines tiefen Laterallobus an der letzteren Form. Es wäre noch hinzuzufügen, daß, was zwar Spengel nicht ausdrücklich erwähnt, bei einem Vergleiche der »beiden Formen« auf den bei gleicher Vergrößerung dargestellten Abbildungen seiner Tafel 22 hervorgeht, die *T. krohnii* die bedeutend größere ist.

Bis auf die oben erwähnte ganz beiläufige Angabe Spengels wurde also von keinem Autor irgend eine Beziehung zwischen der *Tornaria mülleri* und *krohnii* untereinander und zu irgend einer adulten Form festgestellt.

Wie bereits im ersten Teile meiner Studien (22) sowie in meiner vorläufigen Mitteilung (21) erwähnt, gelang es mir, die Entwicklung des *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. aus dem Ei bis zu seiner Umwandlung in das benthonische Tier zu verfolgen. In meinen Kulturen konnte ich feststellen, daß die als »*Tornaria mülleri*« bezeichnete Larve ein Entwicklungsstadium des genannten Enteropneusten ist. Das »*Tornaria mülleri*«-Stadium geht nun allmählich in das »*Tornaria krohnii*«-Stadium über, indem im Laufe der weiteren Entwicklung der *T. mülleri* neben der Größenzunahme die für dar »*Krohnii*«-Stadium so charakteristischen sekundären und Lateralloben sich ausbilden.

In den Kulturen, die anfangs nur »*T. mülleri*« enthielten, traten nach und nach immer mehr »*T. krohnii*« auf. Auch die Befunde an den im Plankton des Triester Golfes gefundenen Formen stimmen damit überein; *T. mülleri* ist die anfangs, im Mai und Juni, vorherrschende Form; vereinzelt tritt allerdings auch dann schon ein oder das andere *T. krohnii*-Stadium, ja sogar eines der später zu schildernden Stadien der regressiven Entwicklung und Metamorphose auf. Ende Juni, im Juli und August werden *T. mülleri* im Triester Plankton immer seltener und man trifft dann fast nur mehr die große »*Tornaria krohnii*« bis auf vereinzelte verspätete Nachzügler der »*T. mülleri*«. Ich komme also kurzgefaßt zu folgendem Ergebnis: Die adriatische »*Tornaria krohnii*« ist ein älteres Entwicklungsstadium der »*Tornaria mülleri*« und gehört wie diese in den Entwicklungskreis des *Balanoglossus clavigerus* Delle Chiaje. Da nun die Zugehörigkeit dieser Larvenform zu einem adulten Tiere erkannt ist, wäre nach dem Spengelschen Vorschlage (vgl. 22, p. 37), der Name »*Tornaria krohnii*« einzuziehen. Ebenso wie ich jedoch aus praktischen Gründen für Beibehaltung der Bezeichnung »*Tornaria mülleri*« für das pelagische Stadium der *Tornaria* mit nicht gewellten prä- und post-

oralen Wimperkränzen eingetreten bin (vgl. 22, p. 67), so bin ich auch für Beibehaltung der Bezeichnung »*Tornaria krohnii*« für jenes pelagische Entwicklungsstadium der Enteropneusten ganz im allgemeinen — denn es finden sich ja entsprechende Stadien, wie oben erwähnt, bei verschiedenen Enteropneusten — bei welchem die Ventral- und Dorsalloben mit sekundären Loben besetzt und auch die Lateralloben ausgebildet sind, oder einfach gesagt: *Tornaria krohnii* ist das Stadium mit gewellten prä- und postoralen Wimperkränzen. Es ist daher von einem *Tornaria krohnii*-Stadium, z. B. des *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. zu sprechen und nicht von der »*Tornaria krohnii*« schlechthin.

Das »*Tornaria krohnii*«-Stadium unterscheidet sich von dem »*T. mülleri*«-Stadium bei dem adriatischen *Balanoglossus* nicht nur durch den äußeren Verlauf des Wimperkranzes, sondern auch durch eine Reihe anderer Merkmale. Vor allem durch die Größe. *Balanoglossus clavigerus* mißt im *T. mülleri*-Stadium etwa $^1/_2$—$^3/_4$ mm, während das *T. krohnii*-Stadium sehr viel größer ist und etwa $1^1/_4$—$1^3/_4$, ja manchmal 2 mm und darüber im Längsdurchmesser (Scheitelplatte—After) mißt. Krohn (2) gibt als Größe des *T. krohnii*-Stadiums reichlich 1‴ an, was beiläufig damit stimmt[1]. Von Spengel liegen keine Angaben über die Größe der *T. mülleri* und *krohnii* vor. Von *T. grenacheri* sagt er jedoch, daß ihre Höhe (Augenpol—After) 5 mm betrage. Unter den vielen Hunderten Larven, die ich beobachten konnte, war der Größenunterschied zwischen den beiden Entwicklungsstadien stets sehr scharf ausgeprägt. Nie konnte ich ein *T. mülleri*-Stadium von jener Größe der normalen »*T. krohnii*« beobachten.

Weitere Unterschiede dieser beiden Entwicklungsstadien sind die bedeutendere Entwicklung des Blastocöls, die stärkere Ausbildung des Hydrocöls, die größer gewordene und mehr gegen das Innere verlagerte Herzblase, und besonders die verschiedene Ausbildungsstufe des Cöloms. Das Rumpfcölom ist im *T. krohnii*-Stadium bedeutend stärker ausgebildet als im *T. mülleri*-Stadium, ferner wird, wie später ausführlich erörtert wird, im Stadium der *T. krohnii* das Kragencölom angelegt. Jenes Stadium, das ich als »*T. krohnii typica*« bezeichnen möchte (Taf. 6, Fig. 2 u. 3) hat jedoch das Kragencölom noch nicht, sondern bloß das nunmehr viel stärker entwickelte Rumpfcölom als flach gedrückte Säckchen zu beiden Seiten des Darms. — Bei der Neapler Form zeigt nicht nur das Stadium der *T. mülleri*, sondern auch das *Krohnii*-Stadium (Spengels

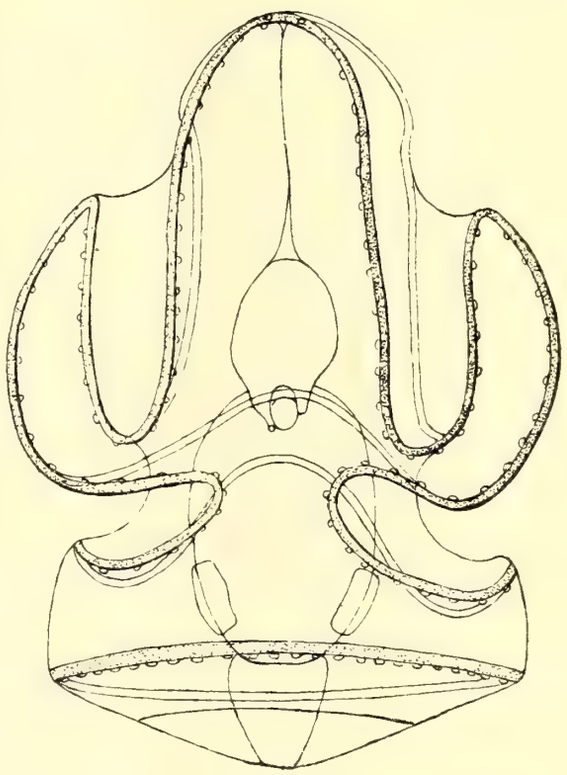
[1] Die amerikanischen Tornarien scheinen in der Regel größer zu werden. Nach Davis und Ritter beträgt die Maximalgröße der *T. ritteri* 2,07—2,35 mm, die Morgansche ist noch größer (bis $4^1/_2$ mm Länge).

Figuren Taf. 22, Fig. 5—10) beide Cölome angelegt. Ja, hier erscheint auffallender Weise bei der viel kleineren »*Tornaria mülleri*« das 2. Cölom viel stärker und deutlicher entwickelt als bei der »*T. krohnii*«. Ich verweise diesbezüglich besonders auf Spengels Figuren Taf. 22, 9 und 10, in welchen »*T. krohnii*« nur mit dem Rumpfcölom dargestellt ist, während Fig. 8, das gleiche Stadium darstellend, in diesem Punkte zu mindest ungenau ist, denn in dieser Abbildung sind die zwei Cölome durch einen sicher an unrichtiger Stelle eingezeichneten horizontalen Strich voneinander abgegrenzt, so daß das Rumpfcölom ganz klein, das Kragencölom verhältnismäßig sehr groß, viel größer als das erstere erscheint, was wohl ausgeschlossen ist. Dagegen zeigen die Abbildungen der *Tornaria mülleri* auf derselben Tafel, Fig. 5, 6, 7, beide Cölome in typischer Weise ausgebildet. Ich kann hier die Vermutung nicht unterdrücken, daß diesbezüglich die Spengelschen Figuren nicht richtig sind. Spengel hat der Entstehung des Kragencöloms überhaupt nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt, jedenfalls gelang es ihm nicht, exakte Angaben über Zeitpunkt und Entstehungsweise zu machen und so mag auch in den Abbildungen in dieser Hinsicht ein Irrtum unterlaufen sein.

Vielleicht wird das Kragencölom bei der Neapler Tornarie tatsächlich schon im »*Tornaria mülleri*«-Stadium angelegt. Bei der adriatischen Form entsteht jedoch das Kragencölom viel später als im *T. mülleri*-Stadium. Nie konnte ich an einer »*T. mülleri*« auch nur die Spur des Kragencöloms wahrnehmen. — Ich werde natürlich nicht verfehlen, die Neapler Formen diesbezüglich genau zu beobachten, sobald ich in den Besitz geeigneten Materials gelange, was mir unter den gegenwärtigen Verhältnissen voraussichtlich nicht schwer fallen dürfte. — Der Übergang vom Stadium der »*T. mülleri*« zum *T. krohnii*-Stadium vollzieht sich etwa innerhalb einer Woche oder 10 Tagen, so daß die »*Tornaria krohnii typica*« etwa 3—$3^1/_2$ Wochen alt ist (gegenüber den 10—14 Tagen Alters der *T. mülleri*). Doch liegen hier oft große individuelle Schwankungen vor, da die Larven in den Kulturen nicht gleichmäßig Nahrung aufnehmen, und viele im Wachstum zurückbleiben.

Werfen wir einen Blick auf die in Taf. 6 dargestellten Habitusbilder (Fig. 1—5) und vergleichen diese Stadien mit den auf Taf. 5, Fig. 18—20 meiner ersten Abhandlung dargestellten, so läßt sich leicht erkennen, daß dieser Abschnitt der Entwicklung — die von mir als »progressive« bezeichnete Periode — sich durch kontinuierliche Zunahme der Körpergröße, Zunahme des Blastocöls, hochgradige Durchsichtigkeit und fortschreitende Komplizierung in der Ausbildung des Wimperkranzes charakterisieren läßt, bis der Höhepunkt der pelagischen Entwicklungsperiode, das Stadium der

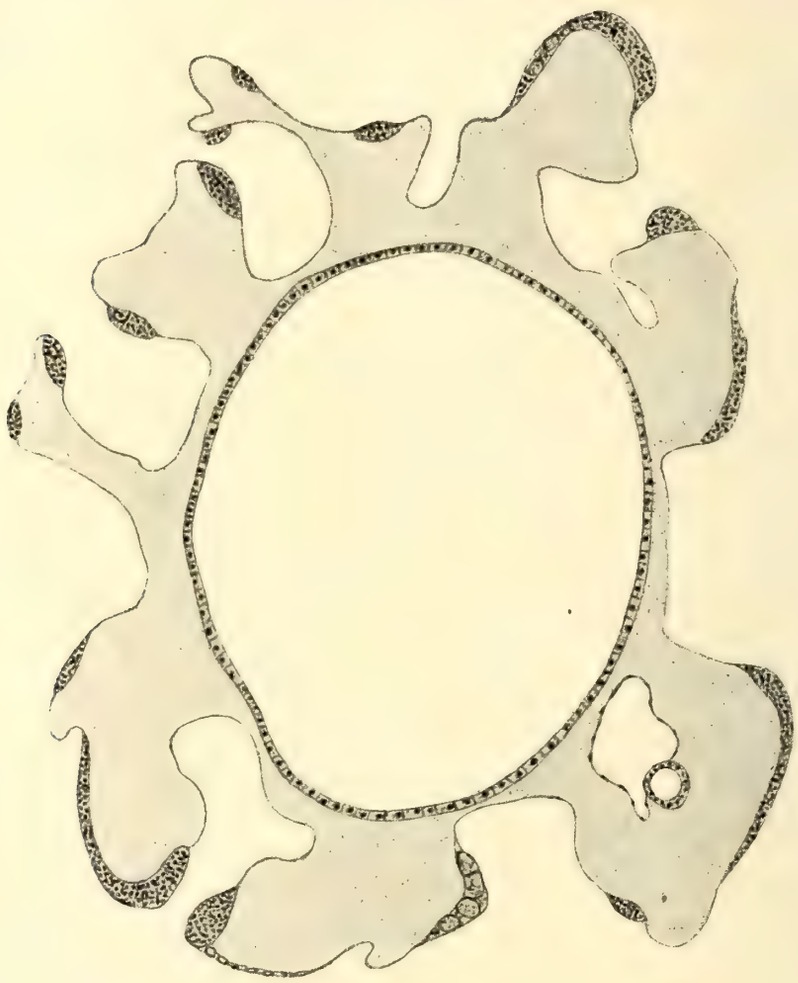
*Tornaria krohnii*, welches das Maximum der Entwicklung der Larvencharaktere zeigt, erreicht ist. In Textfig. A ist ein der »*Tornaria mülleri*« entsprechendes Stadium dargestellt, mit noch nicht gewellten Loben, bei dem jedoch Herz und Rumpfcölom deutlich wahrnehmbar sind. Die in diesem Stadium auftretenden gelblich-rötlichen Pigmentflecken sind in dieser etwas schematisch gehaltenen Figur eingezeichnet, jedoch bei den die späteren Entwicklungsstadien darstellenden Figuren 1—5 auf Taf. 6 weggelassen. Fig. 1 auf Taf 6 zeigt ein etwas älteres Stadium mit beginnender Ausbildung der sekundären Loben und Sättel und der Lateralloben. Herzblase bereits angelegt, Cölom dagegen noch nicht. Abbildung Fig. 4 auf Taf. 1 stellt ein ähnliches Stadium, ein Übergangsstadium der »*T. mülleri*« zur »*krohnii*« von oben gesehen dar (vom Scheitelpol aus), bei dem die Ausbildung des wellenförmigen Verlaufes des longitudinalen Wimperkranzes noch nicht sehr vorgeschritten ist. Sehr deutlich ist das bereits in meiner ersten Abhandlung (22) p. 69/70 ausführlich erörterte Verhalten der Scheitelplatte zu den Wimperkränzen zu erkennen. Herzblase noch ganz in der Nähe des Hydroporus, an der Ursprungsstelle, deutlich zu sehen.



Textfig. A.
Habitusbild eines älteren *Tornaria mülleri*-Stadiums.
(Man beachte die Herzblase neben dem Hydroporus und das Rumpfcoelom zu beiden Seiten des Magens.)

Die Figg. 2 u. 3 sowie 5 stellen das typische Stadium der »*Tornaria krohnii*« dar, mit 3—5 Paaren sekundärer Loben, den Lateralloben, hohem schmalen Sattel des Ventralbandes (Fig. 3), sekundärem Wimperring, Hydrocöl mächtig entwickelt, Rumpfcölom und Herzblase gut ausgebildet. Fig. 5 stellt ein solches Stadium vom Scheitelpol gesehen vor und entspricht dem jüngeren Stadium Fig. 4 und dem in meiner ersten Arbeit auf Taf. 5, Fig. 21 abgebildeten der »*T. mülleri*«. Textfig. B zeigt einen Horizontalschnitt durch ein solches Stadium. Außen das Ectoderm mit den an vielen Stellen getroffenen Wimperkränzen, innen der im Durchschnitt fast kreisförmige oder ovale Darm, zwischen beiden im Blastocöl der Ausführungsgang des Hydrocöls (mit kleinem Lumen) und demselben angelagert die Herzblase (großes Lumen, Plattenepithel). Bezüglich einiger

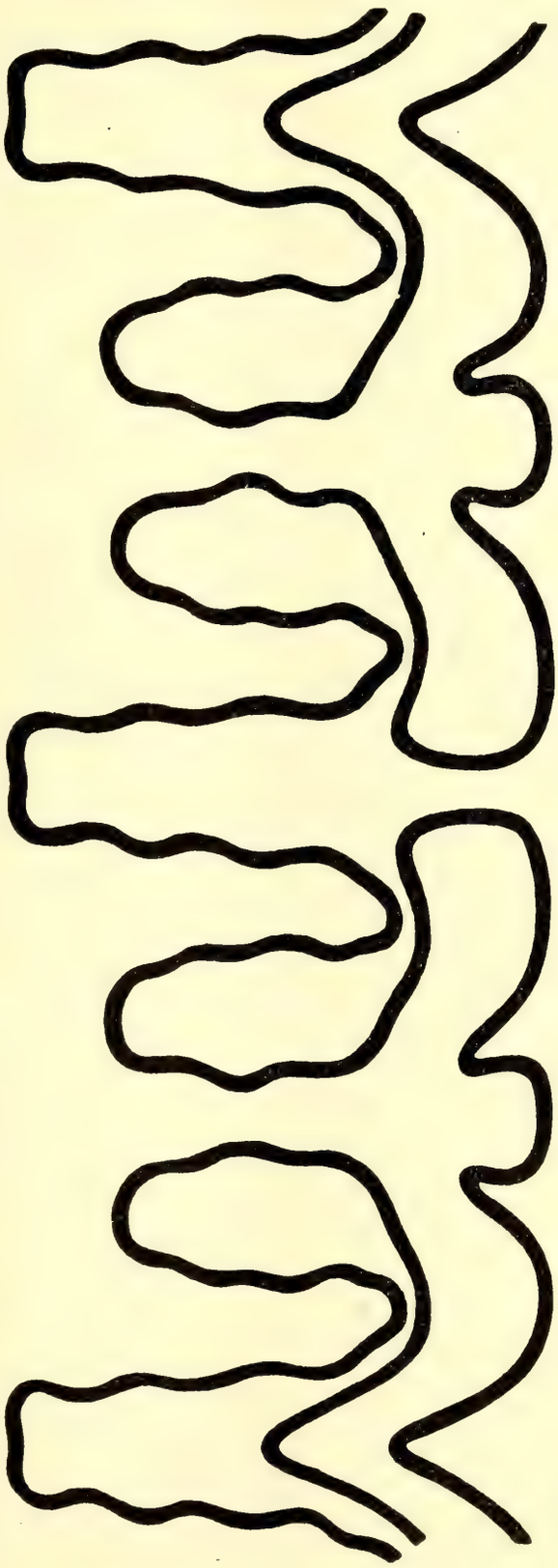
histologischer, dieses Stadium betreffender Details sei auf die Ausführungen p. 281 ff. verwiesen. Textfig. C zeigt in schematischer Weise den Verlauf der Wimperschnüre im Stadium der »*Tornaria krohnii*« auf Dorsal- und Ventralseite, wobei die sekundären Loben und Sättel, um das Bild nicht unnötig zu komplizieren, nur angedeutet sind. Die Oberfläche der Tornarie ist als Cylinderfläche gedacht und diese aufgerollt, der Verlauf der Wimperschnüre, wenn ich mich so ausdrücken darf, nach Art der Mercatorprojec-



Textfig. B.
Querschnitt durch ein *Tornaria Krohnii*-Stadium.
(Rechts unten Herzblase [mit weitem Lumen], daneben der Ausführungsgang des Hydrocoels [mit engem Lumen].)

tion dargestellt. Dieses Schema erwies sich bei Anfertigung der höchst komplizierten Zeichnungen z. B. Fig. 5 auf Taf. 6 als sehr förderlich, da dadurch das Verständnis in den Verlauf der Wimperkränze bei ein und demselben Individuum auf Rücken- und Bauchseite sowie der Vergleich der Wimperschnüre mit jenen anderer ähnlicher Tornarien sehr erleichtert wurde. Man erkennt sofort den Unterschied des Verlaufes der Wimperstränge auf Dorsal- und Ventralseite. Ventral: das ankerförmige Präoralfeld mit einem Mittelstreifen und rechtem und linkem Sattel. Das

Dorsalfeld, ähnlich gestaltet, gleichfalls mit 1 Muskelstreifen und 2 Sätteln, erstreckt sich weiter nach abwärts und geht schließlich zu beiden Seiten in das Ventralband über. Schließlich sei noch auf den hohen, schmalen Ventralsattel und die Lateralloben hingewiesen. Bezüglich der genaueren Schilderung des Verlaufes der Wimperschnüre im Stadium der *T. krohnii*, der ja im Prinzip mit jenem im »*T. mülleri*«-Stadium übereinstimmt, verweise ich auf die Ausführungen in meiner ersten Abhandlung (p. 65).




Textfig. C.
Schematische Darstellung des Verlaufes der longitudinalen Wimperschnüre im *Tornaria Krohnii*-Stadium.

## Die Entwicklung der Herzblase.

Die Herzblase der *Tornaria* wurde zuerst, im Jahre 1867, von Fritz Müller (3) beobachtet. Keferstein teilt aus einem Briefe dieses Forschers mit, daß »er bei Tornarien ein pulsierendes Herz entdeckt habe«[1].

Metschnikoff (4) beschreibt das Herz als eine unpaare bläschenförmige Bildung. »Diese Herzanlage erscheint in Form eines runden, mit dünnen Wandungen bzw. einer geräumigen abgeschlossenen Höhle versehenen Bläschens, welches neben dem Wassergefäßschlauch vor der Ausmündungsstelle desselben liegt.« Und bei

[1] Zitiert nach Spengel. Ich habe die Originalangabe in der Literatur nicht finden können.

einem späteren Stadium: »das Herz besteht aus einem gewundenen wurstförmigen Schlauche . . .« — Agassiz (5) beschränkt sich bezüglich des Herzens auf einige beiläufige Bemerkungen, die mit den Angaben Müllers und Metschnikoffs übereinstimmen. Spengel (5a) schreibt 1877: »Das Herz tritt als eine Verdickung der Epidermis neben dem Rüsselporus auf.«

Nach Bateson (6, 7) entsteht das Herz (»sac of proboscis gland«) in folgender Weise: »In *Balanoglossus kowalewskii*, at about the age of two gill slits, a space appears in the proliferation of mesoblast lying dorsal to the anterior end of the notochord . . . This space is the first rudiment of the sac of the proboscis gland. Soon after its appearance it becomes enclosed in a membrane which is added first at the posterior part of the sac. Its cavity is therefore a tissue space arising in the wall of the body cavity and it is in communication with the body cavity by means of the interstices between the cells bounding its anterior end.« Und weiter: »The heart arises in animals with three pairs of gill slits as a horizontal split in the tissue between the notochord and the sac of the proboscis. Whether the heart is originally in connection with the dorsal vessel or not could not be determined.«

Bourne (8) macht an Hand einiger Abbildungen von Querschnitten Angaben über die Entstehung des Herzens. »An examination of Fig. 7 and 8 shows that it is formed as an invagination of the ectoderm just above and to one side of the proboscis pore.« Ich stimme jedoch Spengel (p. 420) bei, der meint, daß diese Angabe nicht einwandfrei ist, indem gerade an der kritischen Stelle (Taf. VII, Fig. 7) bei »V« eine Verletzung der Epidermis vorzuliegen scheint. Interessant ist ferner Fig. 19, darstellend die Herzblase eines späteren Stadiums. Das Herz liegt als geschlossener Sack innerhalb der Rüsseldrüse. »It is completely closed and does not communicate with the bloodsystem nor with the proboscis cavity.«

Nach Morgan (9) hat das Herz eine andere Art der Entstehung. Er bildet auf Taf. XXV in Fig. 13 u. 14 eine in der Nähe des Hydroporus gelegene Zellmasse ab, die er als Anlage der »proboscis vesicle« ansieht. »It is not possible to say with absolute certainty, from what layer these cells arise. The come neither from the digestive tract nor from the anterior enterocoel, but it is possible that they may come either from the ectoderm or from mesenchyme cells. Spengel described them as having an ectodermic origin. On the contrary all the evidence I can get gives strong probability that they really come from one (or more) mesenchyme cells which were applied to the inner surface of the ectoderm. Later this cell mass moves inwards, the cells arrange themselves around a central cavity;

and the vesicle then applies itself to the anterior enterocoel between its two horns.«

Nach Spengel (10) entsteht die Herzblase durch örtliche Vermehrung von Zellen des Ectoblasts, die nicht nur in innigstem Zusammenhang mit diesem stehen, sondern zu ihm gehören und sich erst später, nämlich als eine bereits bläschenförmig gewordene Anlage davon ablösen. Es besteht für Spengel kein Zweifel an der ectoblastischen Herkunft der Herzblase. Leider ist aber gerade diese »zweifellose« Angabe nicht recht sicher, denn der entscheidende Schnitt ist — nach Spengels eigner Meinung — in einer Weise abgebildet (Taf. XXIII, Fig. 24), »welche die Beweiskraft der Figur abschwächt« (p. 419).

Auch in seiner zweiten großen Arbeit widmet Morgan (11) der Entwicklung der Herzblase eine ausführliche Besprechung. Besonders wichtig ist seine Fig. 10 auf Taf. III. Zwischen Darm und Ectoderm ist das Hydrocöl im Schnitt getroffen. »Between the ectodermal body-wall and the mesodermal wall of the body-cavity is found a collection of what seems to be mesenchyme cells. These are attached on one side to the ectoderm by pseudopodial-like projections on the inner side to the wall of the body cavity and to one another by similar processes. In every respect these cells resemble the mesenchyme cells of the blastocoel and show no trace of origin from either the mesoderm of the body cavity on one side or from the ectoderm on the other. The cells are, I think, the beginning of the proboscis vesicle.« — Trotzdem sich Morgan der Unsicherheit seiner Angaben bewußt ist, hält er gegenüber Spengel an der bereits in seiner ersten Arbeit (9) aufgestellten Behauptung des mesenchymatischen Ursprungs der Herzblase fest, gibt aber die Möglichkeit einer zweifachen Entstehungsweise dieses Organs — aus dem Mesenchym einerseits, dem Ectoderm andrerseits — zu.

Dawydoff (14) macht in seiner kurzen Mitteilung über die Regeneration der Eichel bei den Enteropneusten betreffs der Entstehung der Herzblase folgende Angaben: »Von dem Cölom schnürt sich an der Dorsalseite der Eichel ein hohles blindes Bläschen ab, welches sich durch Wucherung in der Richtung nach der Chorda hin ausbreitet und von der Cölomhöhle von allen Seiten wie von einem Hufeisen umfaßt wird. Hierauf stülpt sich die der Chorda zugekehrte Wand des Bläschens nach innen ein und in der durch die Invagination gebildeten Rinne entwickelt sich ein Blutsinus, d. h. ihre Höhlung ist die Höhlung des unverschlossenen Herzens, welches noch keine eigene Muskelschicht besitzt. Die Rolle des letzteren ersetzt in physiologischer Hinsicht die mit Muskulatur reichlich versehene invaginierte Wand des erwähnten Bläschens. Letzteres können

wir selbstverständlich als Pericardium ansehen. Die von Schimkewitsch im Jahre 1889 ausgesprochene Vermutung von dem cölomatischen Ursprung der Herzblase wird demnach durch diejenigen Tatsachen, die bei der Untersuchung des Regenerationsprozesses zutage treten, vollauf bestätigt.« (Auch spricht sich Dawydoff auf Grund dieses Befundes zugunsten einer Verwandtschaft zwischen Enteropneusten und Tunicaten aus.)

Auch Ritter (13) kommt zu ähnlichen Ergebnissen wie Dawydoff. »The heart is the ventral wall of the pericardium pocketed into the pericardial cavity, the mouth of the pocket remainnig open backward and laterally, though narrowly, to form the main vessel. In a word, the heart is constructed on the principle of the tunicate heart.«

In einer zweiten kleinen Arbeit bespricht Dawydoff (16) neuerdings die Entstehung der Herzblase bei Regeneration und hält seine ersten Befunde aufrecht. Ferner behauptet er, daß die Herzblase der Enteropneusten paarig angelegt werde.

Auch in seiner ausführlichen Darstellung über den Regenerationsprozeß sagt Dawydoff (17) neuerlich, daß der typische Regenerationsmodus des Cardiopericards darin bestehe, daß auf der dorsalen Seite des Rüsselcöloms sich von seiner Wand ein kleines Bläschen durch Evagination des Peritoneums oder Faltenbildung abschnüre.

Fassen wir die bisherigen Angaben kurz zusammen, so ergibt sich folgendes:

Nach Spengel hat die Herzblase ectodermale Entstehung, als kleine Wucherung des Ectoblasts neben dem Eichelporus.

Nach Morgan erfolgt die Bildung des Herzens durch Zusammentreten von Mesenchymzellen unsicherer Provenienz an dieser Stelle.

Nach Dawydoff wird die Herzblase durch Abschnürung vom Cölom gebildet. Die Meinungen der Autoren divergieren hier ebenso sehr, wie wir dies bei Erörterung der Bildung des Kragencöloms finden werden.

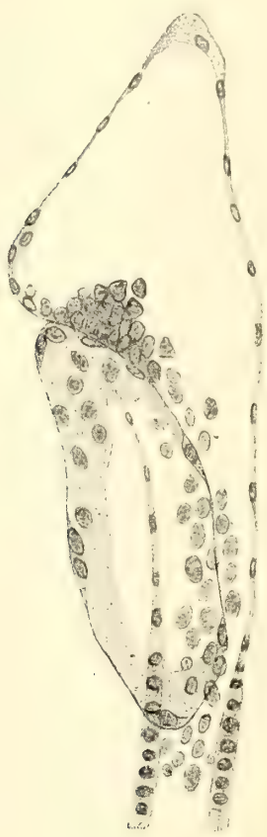
Ich habe dieser strittigen Frage die größte Aufmerksamkeit gewidmet und bin zu folgendem Ergebnis gelangt: Die Herzblase entsteht bei *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. im Stadium der *Tornaria müller*i etwa gleichzeitig oder etwas später als das Rumpfcölom in unmittelbarer Nähe des Hydroporus und ist ectodermaler Herkunft. In Abbildung Fig. 8, Taf. 7 ist die erste Anlage der Herzblase, in Fig. 9a und b ein nur wenig älteres Stadium derselben dargestellt. Die Anlage des Herzens erfolgt also so, wie Spengel angab, durch eine kleine Wucherung des Ectoderms neben dem Hydroporus. Die Übereinstimmung zwischen meiner Fig. 8 und Spengels Abbildung

Fig. 24 auf Taf. XXIII ist geradezu auffallend. Es besteht nur der allerdings sehr wichtige Unterschied, daß der von mir abgebildete Schnitt viel dünner und die Herzanlage von dem ectodermalen Epithel nicht durch jene »die Beweiskraft seiner Figur beeinträchtigende Linie« abgegrenzt ist, sondern eben deutlich als zapfenförmige Verdickung des Ectoderms hervortritt. — Auch auf meinen Präparaten lassen sich an der ersten Herzanlage keine »Zellgrenzen, weder im Zäpfchen, noch in der Epidermis erkennen«, sondern nur die Kerne, und eine kleiner Hohlraum, der jedoch unzweifelhaft zwischen den Zellen liegt. Die Kerne des Ectoderms und der Herzanlage selbst sind ziemlich gleich groß und lassen keine größeren Unterschiede erkennen, wie solche von Spengel beobachtet wurden. — In Fig. 10 auf Taf. 7 ist neben der bereits etwas größeren Herzblase der Ausführungsgang des Hydrocöls unmittelbar neben dem Hydroporus im Schnitt getroffen. Auch Fig. 11 stellt ein ähnliches, vielleicht um ein geringes älteres Stadium der Herzblase dar, die nun schon aus zahlreichen Zellen besteht, aber noch immer in Zusammenhang mit dem Ectoderm — ebenso wie bei Fig. 10 — steht. Es scheinen bezüglich der Loslösung der Herzblase ziemlich starke individuelle Schwankungen zu bestehen, indem sich dieselbe bald sehr früh — nur aus wenigen Zellen (Fig. 15, Taf. 7) bestehend — oder später — bereits ziemlich groß geworden und aus zahlreichen Zellen sich zusammensetzend — loslöst (Fig. 12 u. 13). — Von einer mesenchymatischen Entstehung der Herzblase kann bei *B. c.* keine Rede sein, schon aus dem einfachen Grunde, weil im Stadium der »*Tornaria mülleri*« im ganzen Blastocöl nur ganz wenige Mesenchymzellen vorhanden sind, die gleichmäßig verstreut sind. Keine Spur davon, daß auch nur annähernd so viele Mesenchymzellen vorhanden wären, als wie von Morgan (11) auf Taf. III, Fig. 10 abgebildet. Ich bemerke für das Folgende, daß ich mich hier auf die allernotwendigsten Abbildungen beschränken kann, da hier seitens Spengels, zum geringeren Teile seitens Morgans vortreffliche Abbildungen vorliegen, auf die ich hier verweisen kann. — (Spengel, Taf. XXIII, Fig. 25, Morgan, Taf. XXV, Fig. 17.)

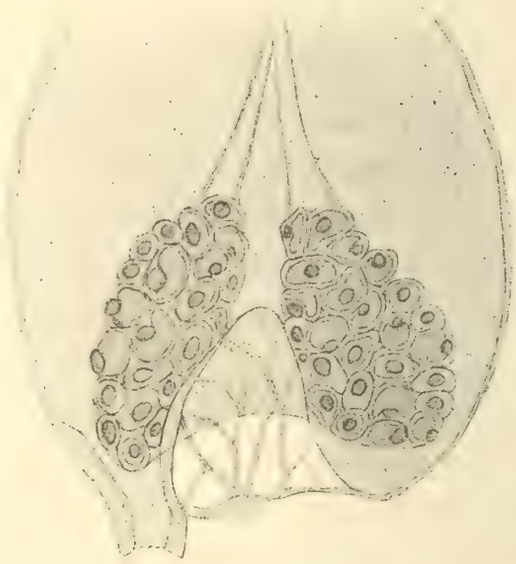
Das Bläschen, welches anfänglich unmittelbar neben dem Hydroporus lag, verläßt nun seine Ursprungsstelle und rückt von der Peripherie fort, längs des Ausführungsgangs des Hydrocöls. (Taf. 7, Fig. 12, 13, 14, vgl. ferner Taf. 6, Fig. 2, 3, 4.) In diesem Stadium zeigt die bereits etwas größer und rundlich ellipsoidisch gewordene Herzblase auf der Ventralseite einige Muskelfasern, wie dies auch Spengel in Fig. 26 auf Taf. XXIII abgebildet hat. In welchem Verhältnis die Kerne der Wand des Bläschens zu diesen Muskelfasern stehen, ob tatsächlich, wie Spengel annimmt, zu jeder dieser Fasern ein Kern der Wand gehört, konnte ich

in diesen Stadien mit Sicherheit nicht feststellen. (Spengel, Taf. XXIII, Fig. 30.) Deutlich konnte ich die Querschnitte der Muskelfasern erst in einem etwas späteren Stadium beobachten, wo sie an der Innenfläche der Herzblasenwand hervortreten. Gleichzeitig mit dem Wegrücken der Herzblase von der Peripherie bildet sich die bereits von Spengel beobachtete und in Fig. 27—31, Taf. XXIII vortrefflich abgebildete (vgl. auch Morgans Fig. 17, Taf. XXV) Aussackung des Hydrocöls aus.

Diese blinde Aussackung wird immer größer, so daß die Herzblase in eine Nische des Hydrocöls zu liegen kommt und von beiden Seiten vom Hydrocöl umfaßt wird, »wie das Pferd zwischen den Beinen des Reiters«. (Taf. 7, Fig. 16 u. 17, ferner Textfig. D.) Die Herzblase zeigt in diesem Stadium an der Ventralwand die bereits von Spengel erwähn-



Textfig. D.
Herzblase, dem Hydrocöl angelagert. Längsschnitt.



Textfig. E.
Skizze der Rüsseldrüse, des Herzens und des Hydroporus eines *Tornaria krohnii*-Stadiums nach dem Leben.

ten, ins Lumen des Herzbläschens ziemlich weit vorspringenden Zellen. Vergleiche damit Spengels den Verhältnissen bei *B. c.* vollständig entsprechende schöne Abbildungen auf Taf. 24, Fig. 67, 68, besonders 70—73. — Ein Teil der Wand des Hydrocöls wird über den vorderen Teil der Herzblase herabgezogen, während der rückwärtige freiliegt. Textfig. E stellt dies dar, nach dem Leben skizziert (vielleicht, wie ich gestehen muß, nicht völlig genau, da bei dem nicht immer ganz durchsichtigen Objekte die Verhältnisse im Leben sehr schwierig zu beobachten sind). Spengels Abbildungen Taf. XXIII, Fig. 28, 29, 31, 32 und 34 illustrieren dies so an-

schaulich, daß ich von neuerlichen Abbildungen nach Präparaten absehen zu dürfen glaube. — Herzblase und Hydrocöl liegen einander an der Dorsalseite anfänglich ganz an (Textfig. D), später heben sich die beiden angrenzenden Wände voneinander ab, und es tritt ein Hohlraum zwischen beide, der sich allmählich vergrößert. Dies ist der primäre (centrale) Blutraum (»proboscis blood vessel«) der Autoren. Über diesen Blutraum ist von Agassiz, Metschnikoff, Spengel und Morgan viel geschrieben worden, ohne daß man behaupten könnte, daß die Verhältnisse dadurch einigermaßen aufgeklärt worden wären. Der Hohlraum steht in offener Verbindung mit dem Blastocöl und ist ein Teil desselben. Seine Wand wird einerseits von der Herzblase, andererseits vom Hydrocöl begrenzt. (Taf. 7, Fig. 20, 21, 22, 23a.) Der Hohlraum ist nach Spengel von einer Flüssigkeit und mesenchymatischen Zellen erfüllt. Ich habe darin niemals oder nur ganz vereinzelte mesenchymatische Zellen gefunden, vielmehr diesen Spalt nur von jener eigentümlichen faserförmigen oder netzartigen gelatinösen Bildung erfüllt gefunden, von der das ganze Blastocöl überhaupt ausgefüllt wird. Auf mit Delaf.-Hämatoxylin intensiv gefärbten Schnitten treten diese Faserzüge ganz deutlich als dunkelblaue schleimartige Stränge hervor. (Vgl. bes. Taf. 7, Fig. 23a u. 21.) Ähnliche »fadenförmige Züge« hat auch Spengel bei *Tornaria grenacheri* (Taf. XXIV, Fig. 87) beobachtet. Bourne (8) schreibt: »The blood which fills the heart is bounded by the gelatinous-like substance filling the cavity of the blastocoel.« (Taf. VIII, Fig. 19.) — Daß dieser Hohlraum identisch ist mit dem Blutraum, der beim erwachsenen Tiere die Herzblase begrenzt, kann wohl keinem Zweifel unterliegen. — Die Herzblase zeigt an der ventralen Wand, in dem in Textfig. D und Taf. 7, Abb. 19 abgebildeten Stadium jene bereits von Spengel abgebildeten (Taf. XXIV, Fig. 67 u. 74) weit ins Lumen vorspringenden Zellen. An dieser Stelle, wo das Hydrocöl und die Herzblase sich von außen berühren, findet an der Innenwand des Hydrocöls gleichfalls eine Zellwucherung statt. Zuerst bildet sich hier ein Haufen von weit ins Lumen des Hydrocöls vorspringender Zellen von unregelmäßiger Anordnung. Dann werden die Zellen länglich, elliptisch oder zapfenförmig, mit verhältnismäßig großem Kern. Zwischen ihnen treten Hohlräume und Faserzüge auf. Sie selbst nehmen einen eigentümlich drüsenartigen Charakter an (Taf. 7, Fig. 18, 20, 21, 22, 23a u. b, Taf. 8, Fig. 24—27). Es ist dies der Anfang der Bildung der »Rüsseldrüse«.

Im Stadium der *Tornaria krohnii* liegt die Herzblase noch ganz unterhalb und außerhalb dieser Rüsseldrüse (vgl. Taf. 7, Fig. 18, 19 u. 21). Sehr bald wuchert jedoch die Herzblase in dieselbe hinein oder besser wird

von ihr, die viel größer geworden, zum großen Teil eingeschlossen. (Vgl. Taf. 7, Fig. 20, 22, 23 und besonders die Schnittserie auf Taf. 8, Fig. 24 bis 27.) In das Lumen des Hydrocöls springen die Zellen der Rüsseldrüse wie ein halbkugeliges Gebilde mit unregelmäßiger Oberfläche oder wie eine traubenförmige oder blumenkohlartige Bildung (bes. Taf. 6, Fig. 22 u. 23b) vor. (Einzelne ihrer Zellkerne sind hellglänzend und im lebenden Objekt deutlich wahrnehmbar, ebenso wie die eigentümliche narbige Struktur des Gewebes.) Die Herzblase liegt später im »eingekerbten Stadium« als ein zweizipfeliger wurstförmiger Schlauch zum Teil ganz innerhalb der Rüsseldrüse. Ich habe hier mit Absicht zahlreiche Abbildungen gegeben, da die Darstellung der Autoren in bezug auf diese Verhältnisse an Klarheit manches zu wünschen übrig läßt. Sehr instruktiv und mit meinen Befunden sehr gut übereinstimmend ist die Bournesche Abbildung, Taf. VIII, Fig. 19 nach einem Präparate und einer Zeichnung Weldons. (Vgl. auch Spengels Fig. 65, 76, 87 auf Taf. XXIV und Morgans (9) Taf. XXV, Fig. 21—25.) Morgans Figur auf Taf. IV, Nr. 32A entspricht sehr gut meiner Abbildung Taf. 7, Fig. 22. — Ich füge noch hinzu, daß das Epithel der Herzblasenwand, wo sie an die Rüsseldrüse angrenzt, nicht immer deutlich zu sehen ist. Oft geht die Herzblase scheinbar ohne scharfe Grenze in den durch Faserzüge erfüllten primären Blutraum über. (Vgl. Taf. 7, Fig. 20 u. 23a, ferner den 2. Schnitt der Serie auf Taf. 8, Fig. 25, ferner Morgans Figuren auf Taf. XXV.)

### Die Bildung des zweiten Cölomsäckchenpaares (des Kragencöloms).

Die Entstehung des Kragencöloms ist einer der strittigsten Punkte in der Entwicklungsgeschichte der Enteropneusten. Korschelt und Heider (18) haben in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte (Allg. Teil, 4. Lief. 1910) eine übersichtliche Zusammenstellung der einander vollständig widersprechenden Angaben der Autoren gegeben und die 5 verschiedenen Typen der Cölombildung durch 5 schematische Abbildungen sehr anschaulich dargestellt (p. 284, Fig. 185). Die genannten Autoren meinen zwar, sie »hätten keine Ursache, an der Richtigkeit dieser verschiedenen Angaben zu zweifeln — wenngleich vielleicht in einzelnen Punkten spätere Korrekturen eintreten mögen«, und halten die Cölombildung »in einer kleinen gut begrenzten Gruppe« tatsächlich für so variabel. Aber Spengel (20) ist doch der Ansicht, daß es wenig wahrscheinlich sei, daß bei den Enteropneusten wirklich so verschiedene Bildungsweisen des Cöloms vorkommen sollten. Und dieser Meinung bin auch ich.

Bezüglich der älteren Literatur über die Entstehung des Kragencöloms verweise ich auf Spengels Zusammenfassende Übersicht (p. 425ff.), um

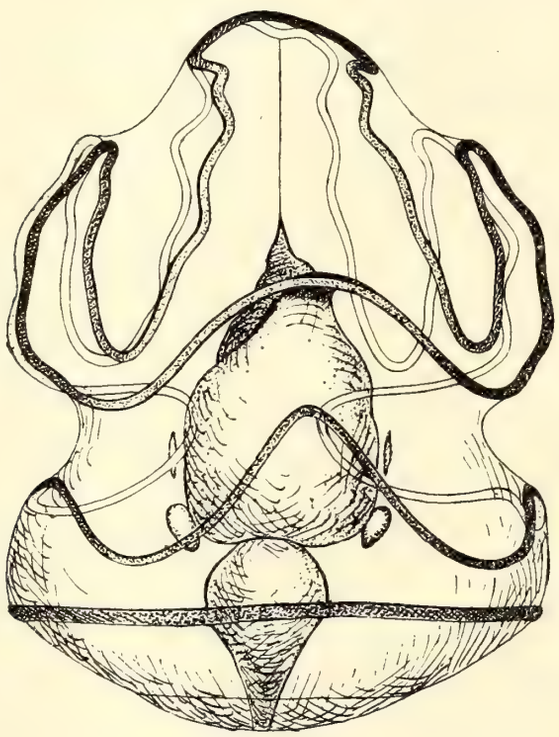
die Tatsachen nicht nochmals wiederholen zu müssen. Die 5 Typen der Cölombildung, wie sie sich auf Grund der Angaben der Autoren ergeben, lassen sich folgendermaßen kurz charakterisieren:

1. Divertikelbildung vom Urdarm aus (Bateson) bei *Balanoglossus kowalewskii* so zwar, daß beide Paare von Cölomsäckchen sich unabhängig voneinander aus der Darmwand ausstülpen.
2. Divertikelbildung vom Urdarm aus (Davis) bei *Dolichoglossus pusillus*. Die Cölomsäckchen sind Fortsetzungen der nach hinten gerichteten Ränder des Eichelcöloms und an die vordere Cölomblase angeschlossen.
3. Divertikelbildung vom Urdarme aus (Bourne und Spengel) für verschiedene Tornarien. Aus dem paarigen Rumpfcölom gliedert sich ein vorderes Paar von Bläschen als Anlage des Kragencöloms ab.
4. Solide Zellproliferation (Morgan) für die *Tornaria* von Neuengland. Das Kragencölom entsteht durch paarige Zellwucherungen an den Seiten des Magens (das Rumpfcölom durch solide Ausstülpung des Intestinums).
5. Zusammentreten von Mesenchymzellen (Morgan) für die *Tornaria* von den Bahamas. Beide Cölomsäckchenpaare entstehen durch Zusammentreten von Mesenchymzellen unsicherer Herkunft, ohne Beteiligung des Endoblasts.

Begreiflicherweise habe ich dieser Frage ganz besondere Aufmerksamkeit gewidmet und kann auf Grund übereinstimmender Befunde an zahlreichen Schnittserien mit voller Sicherheit feststellen: Bei *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. erfolgt die Bildung des Kragencöloms im Stadium der *Tornaria krohnii* oder etwas später. Das paarige Rumpfcölom schnürt je ein vorderes Bläschen ab, das zum Kragencölom wird. Die Cölombildung erfolgt hier also nach dem von Bourne u. Spengel angegebenen Modus, nach dem in Fig. 185 C veranschaulichten Typus von Korschelt u. Heider (18).

Nach meinen eigenen Beobachtungen muß ich mich, was die Entstehung der Kragencölome betrifft, durchaus auf die Seite von Bourne (8) und Spengel (10) stellen. Bei *Balanoglossus clavigerus* erfolgt im Stadium der *Tornaria krohnii* oder etwas später die Bildung des Kragencöloms dadurch, daß vom paarigen Rumpfcölom sich ein vorderes Bläschenpaar als Kragencölom abgliedert. Im Übergangsstadium von *Tornaria krohnii* (Textfig. F) zum eingekerbten Stadium sind die Kragencölome schon deutlich, aber doch noch viel kleiner als die Rumpfcölome ausgebildet. Man vgl. auch die einen Längsschnitt durch ein vorgeschrittenes

*Tornaria krohnii*-Stadium darstellende Abbildung Taf. 9, Fig. 36, bei welchem die 4 Cölomsäckchen bereits ausgebildet sind. Die Rumpfcölome sind verhältnismäßig groß, die Kragencölome, soeben abgeschnürt, noch ziemlich klein. (Vgl. Morgans (9) Fig. 36 auf Taf. XXXVI, die ganz entsprechend ist.) Im »eingekerbten« Stadium sind die Kragencölome schon gut ausgebildet, mit deutlichem Lumen, allerdings immer viel kleiner als die Rumpfcölome. (Vgl. Textfig. G, H, M u. N, ferner Taf. IV, Fig. 47.) Der Vorgang der Abschnürung wird durch eine in Textfig. G dargestellte Serie von aufeinanderfolgenden Schnitten durch ein vorgeschrittenes *Tornaria krohnii*-Stadium dargestellt, die kaum einer näheren Erläuterung bedürfen. — In bezug auf einige Details stimmen meine Befunde nicht völlig mit Spengels Angaben überein. So ist z. B. für die adriatische Form die Behauptung Spengels nicht zutreffend, daß lange Zeit nur ein geringer Größenunterschied zwischen Kragen- und Rumpfcölom besteht und beide verhältnismäßig kurz bleiben. Vielmehr ist hier die Sache so, daß das Rumpfcölom sehr viel mehr als das Kragencölom in die Länge wächst und dasselbe längere Zeit hindurch an Länge um ein Bedeutendes übertrifft. (Vgl. hierzu Textfig. G, H, M, N, ferner Taf. 9, Fig. 47.) Bei der Bildung des Cöloms herrscht, wie Spengel ganz richtig betont, »eine sehr große Mannigfaltigkeit und Unregelmäßigkeit in den Gestalten und Dimensionen der Anlagen, die so groß ist, daß man unmöglich alle einzelnen Fälle abbilden und beschreiben kann«. Anfänglich liegen die Rumpfcölome als mehr oder minder platte Säckchen zu beiden Seiten des Darmes (Taf. 9, Fig. 46). Bald beginnen sie jedoch den Darm zu umwachsen. (Textfig. L.) Die gegenüberliegenden Cölome stoßen nun auf Bauch- und Rückenseite allmählich zusammen. Bald sind sie als Platten fast ohne Lumen, bald als Bläschen mit weitem oder engem Lumen ausgebildet, bald liegen sie dem Darme enge an, bald liegen sie in ziemlich weitem Abstande von ihm. Das Epithel derselben ist ein



Textfig. F.
Übergangsstadium der regressiven Entwicklung angehörend. Habitusbild.
(Abschnürung des Kragencöloms vom Rumpfcölom.)

Pflasterepithel mit ganz kleinen polygonal gestalteten Zellen. Muskulatur bildet sich an denselben verhältnismäßig spät aus, und zwar zunächst an der Splanchnopleura (angedeutet in Fig. 47 auf Taf. 9).

Ich möchte dieses Kapitel nicht abschließen, ohne auf einige interessante Beobachtungen, deren Deutung sehr schwer fiel, wenigstens beiläufig hinzuweisen. In der Regel herrscht bei der Cölombildung der gegeschilderte Vorgang der Abschnürung des Kragencöloms vom Rumpfcölom vor. Das konnte mit voller Sicherheit an einer großen Anzahl von Fällen festgestellt werden. — In zwei Fällen jedoch schien es mir nicht ausgeschlossen, daß das Kragencölom ganz unabhängig vom Rumpf-

Textfig. G.

5 Längsschnitte (*a—e*) einer Serie durch ein vorgeschrittenes *Tornaria krohnii*-Stadium.

(Abschnürung des Kragencöloms vom Rumpfcölom.)

cölom sich bilde, und zwar durch selbständige Abschnürung vom Urdarm. (Modus Bateson, für *Balanoglossus kowalewskii* angegeben.) Bei wiederholter sorgfältiger Prüfung der Präparate bin ich jedoch zum Schlusse gelangt, daß auch in diesen beiden Fällen die Bildung des Cöloms nach oben festgestellter Regel erfolgt, aber durch Anlagerung der Cölomsäckchen an den Darm und teilweise Überlagerung desselben durch die neugebildeten Kragencölome nur schwerer zu erkennen und etwas verschleiert ist. Immerhin glaubte ich diese Befunde nicht gänzlich unerwähnt lassen zu sollen, da die so sehr divergierenden Angaben der Autoren gerade bezüglich der Bildung des Kragencöloms die Annahme nahelegen, daß bei Beurteilung mancher Präparate falsche Deutungen unterlaufen sein

mögen. Es müßten eben alle verschiedenen einzelnen Fälle der Entstehung des Kragencöloms sorgfältig überprüft werden, bevor zugegeben werden kann, daß die Cölombildung bei den Enteropneusten — bei einer kleinen Gruppe auf 5 verschiedene Weisen — tatsächlich so variabel ist. Jedenfalls stünde dieses Verhalten ohne Analogon in der Tierreihe da.

## Die regressive Entwicklung bis zur Metamorphose.

### Das »eingekerbte« Stadium.

Über diese von mir als »regressiv« bezeichnete (vgl. meine Ausführungen im ersten Teil (22) p. 46) Entwicklungsperiode der Enteropneusten liegen in der Literatur nur sehr wenige Angaben vor.

Metschnikoff (4) bildet auf Taf. XIII, Fig. 3 ein Stadium ab, das wohl in diese Entwicklungsperiode des *Balanoglossus* fallen dürfte. (Ein Teil der Wimperschnüre ist in dieser sonst sehr guten Abbildung — mit oder ohne Absicht — weggelassen.) Die Larve hat bereits die diesem Lebensabschnitt eigentümliche Form angenommen, die Wimperschnüre sind nicht mehr wellenförmig, sondern verlaufen gradlinig, das muskulöse Hydrocöl, das Herz und die Rüsseldrüse sind gut entwickelt, die Rumpfcölome sind stark ausgebildet und liegen als breite Platten zu beiden Seiten des Mitteldarms, auch das Kragencölom (*l'*) scheint bereits angelegt.

Die von Agassiz (5) abgebildeten Tornarien (Pl. I, Fig. 1, 2 u. 3) beziehen sich jedoch zweifellos auf diese Entwicklungsperiode. »The figures given in this paper precede immediately its transformation into young *Balanoglossus.*« In den erwähnten Figuren sind die Larven in einem Stadium abgebildet, das unserem »eingekerbten Stadium« entspricht. Die Larve ist keulenförmig verdickt, zeigt in der Mitte die charakteristische tiefe Einschnürung, die Wimperkränze tragen nur mehr Spuren des früheren wellenförmigen Verlaufes. Die beiden Cölome, über deren Entstehung Agassiz nur sehr unsichere Angaben gemacht hat, sind beiderseis des Darmes sehr gut ausgebildet. Der wichtigste Unterschied der Agassizschen Larve gegenüber den entsprechenden Entwicklungsstadien bei *Balanoglossus clavigerus* besteht nur darin, daß bei der ersteren mehrere Kiemenspalten bereits angelegt sind, während die Anlage derselben bei unserer Form erst nach der Metamorphose erfolgt.

Spengel schweigt sich über diese Entwicklungsperiode vollständig aus. Er hat zwar das *Tornaria krohnii*-Stadium sehr genau beobachtet und beschrieben, dann auch — allerdings mehr beiläufig — einige Em-

bryonen nach erfolgter Metamorphose. Aber gerade bezüglich der hier in Frage kommenden Übergangsstadien finden sich bei ihm keine Angaben. Spengel hat eben unterlassen die Larven zu züchten und nur die gelegentlich im Neapler und Messinaer Plankton auftretenden Entwicklungsstadien beschrieben, daher die klaffenden Lücken in seiner Darstellung.

Die wichtigsten Angaben über diese Entwicklungszeit der *Tornaria* verdanken wir Morgan (11). Allerdings beschreibt er und bildet er nur ein einziges ab von zahlreichen beobachteten der Metamorphose vorangehenden Übergangsstadien von dem *Tornaria krohnii*-Stadium zu jenem, das wir »eingekerbtes Stadium« nennen. — (Morgans Taf. I, Fig. 4.) »The outline of the larva is completely changed. Four prominent alterations may be noted, first, a decrease in size (as indicated in the relative sizes of the drawings). Secondly, about the middle of the larva one notices a deep constriction lying at the level of the horizontal limb of the anterior ciliated band. Thirdly, the posterior plate has bulged outwards and backwards so that instead of a flat plate it now presents a convex surface to the exterior. In the fourth place, it will be noticed that the digestive tract, which is still connected at (or near) the center of the posterior plate, has been pulled backwards during this period so that it now occupies a relatively different position in the interior of the larva.« Die longitudinalen, bei der Morganschen Form im *T. krohnii*-Stadium mit kleinen Tentakeln besetzten Wimperschnüre sind durch Schwinden derselben vereinfacht, obwohl ihr Verlauf noch immer deutlich wahrnehmbar. — Die Region zwischen der erwähnten Einschnürung und dem circulären Wimperkranz — die spätere Kragenregion des adulten Tieres — ist beträchtlich breiter geworden, der circuläre Wimperring selbst breiter und dicker, auch der zarte sekundäre Wimperring beobachtet (allerdings nur an den reihenförmig angeordneten Pigmentflecken kaum erkennbar). Das Ectoderm ist viel dicker, die Larve undurchsichtiger geworden, die ganze Oberfläche mit Pigmentflecken besät. Am Apex noch die halbmondförmigen Augen. Von den inneren Organen ist nur wenig zu erkennen. Der Darmkanal erscheint gegen früher nur insoweit verändert, als er eine Lageverschiebung erfahren hat; ferner sind die Kiementaschen angelegt, das Hydrocöl scheint größer geworden zu sein (in der Abbildung nur angedeutet). Kragen und Rumpfcölome wurden nur an Schnitten beobachtet, und wurde konstatiert, daß sie an Größe bedeutend zugenommen haben.

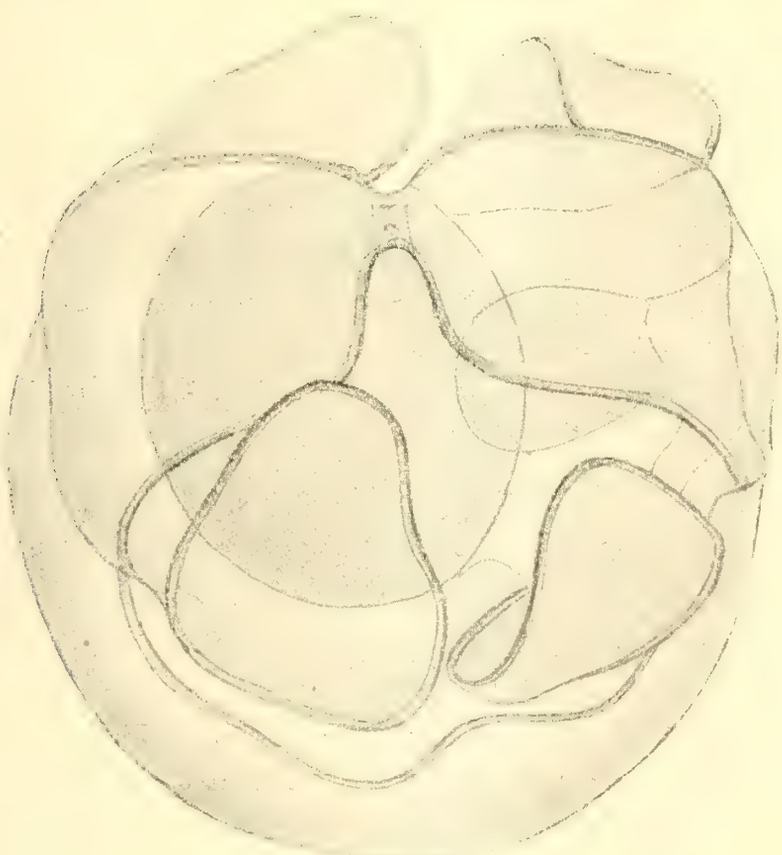
Ritter & Davis (15) beschäftigen sich in ihrer Arbeit über die Öcologie und Morphologie usw. der *Tornaria* besonders mit der Entstehung und physiologischen Bedeutung jener eigentümlichen gallertigen Substanz, die das Blastocöl erfüllt, und teilen die Entwicklung der Ente-

ropneusten — zum großen Teil auf Grund der Morganschen Befunde — in die in der Literaturübersicht des ersten Teiles (22) und auf p. 44 erwähnten 3 Entwicklungsperioden ein.

Mit dem Stadium der *Tornaria krohnii* ist, wie bereits oben erwähnt, der Höhepunkt des pelagischen Lebens von *Balanoglossus clavigerus* erreicht. Die Larve zeigt alle typischen Larvencharaktere in voller Entwicklung, hat ihr Maximum an Körpergröße erreicht, der Verlauf des longitudinalen Wimperkranzes hat durch Ausbildung der sekundären Loben und Sättel, sowie der Lateralloben seinen höchsten Grad der Kompliziertheit erlangt. Die Cölome sind bereits vollständig angelegt, die Herzblase ausgebildet. — In der nun folgenden Periode, die ich als jene der »regressiven Entwicklung« bezeichnet habe, ist die Larve weitgehenden morphologischen Veränderungen unterworfen. Im ganzen läßt sich dieser Lebensabschnitt dadurch kennzeichnen, daß während desselben eine Vereinfachung und Rückbildung der äußeren komplizierten Struktur der Larve gegenüber den bei dem Stadium der *Tornaria krohnii* vorgefundenen Verhältnissen eintritt. Von den inneren Organen sind bereits alle — mit Ausnahme der Kiemenspalten, die bei *Balanoglossus clavigerus* erst nach erfolgter Metamorphose gebildet werden — angelegt, so daß für diese Periode auch charakteristisch ist, daß während derselben keine neuen Organe angelegt werden. Die Larve wird immer weniger durchsichtig, die Körpergröße nimmt ständig ab, das Blastocöl schwindet zum Teil, das spezifische Gewicht nimmt zu. Die Larven schwimmen jetzt schwerfälliger und langsamer, als in den früheren Stadien. Der longitudinale Wimperkranz zeigt am deutlichsten die Tendenz der Rückbildung, die sekundären Loben und Sättel verstreichen allmählich, so daß jetzt wieder ein ähnlicher Verlauf desselben zu beobachten ist, wie in dem viel jüngeren Stadium der »*Tornaria mülleri*«. Das Analfeld wölbt sich etwas stärker vor. — Was die inneren Organe betrifft, so erfahren das Hydrocöl und die Cölome eine mächtige Ausbildung. Die Bezeichnung »regressive Entwicklung« ist daher lediglich in bezug auf die Veränderungen der äußeren Morphologie gewählt.

Die Wand des Hydrocöls wird immer stärker durch Ausbildung von Muskulatur. Die Rumpfcölome sind viel länger geworden und umfassen, nun auch in die Breite wachsend allmählich den Magen und einen Teil des Enddarms. Die Kragencölome vergrößern sich nach erfolgter Abschnürung von den Rumpfcölomen immer mehr, bleiben aber bedeutend an Größe hinter den letzteren zurück. Der Darmtractus wird im ganzen etwas kürzer und erscheint etwas mehr gegen den Anus zu verlagert. — Im ganzen verläuft die Entwicklung in dieser Zeit viel rascher, so daß es

schwierig ist, die Übergangsstadien zu finden. Dies ist wahrscheinlich auch der Grund, weshalb darüber so gut wie keine Angaben seitens der Autoren vorliegen. Textfig. F zeigt ein solches der regressiven Entwicklung angehörendes Stadium, das zwar noch immer den Habitus der »*Tornaria krohnii*« hat, aber doch bereits deutliche Züge der äußeren Rückbildung zeigt. Die Wimperkränze zeigen bereits die Tendenz den wellenförmigen Verlauf aufzugeben, Loben und Sättel sind nur mehr angedeutet. Die Larve ist im ganzen etwas kleiner als das *T. krohnii*-Stadium und weniger durchsichtig. Als wichtiges Merkmal ist weiter die stärkere Aus-

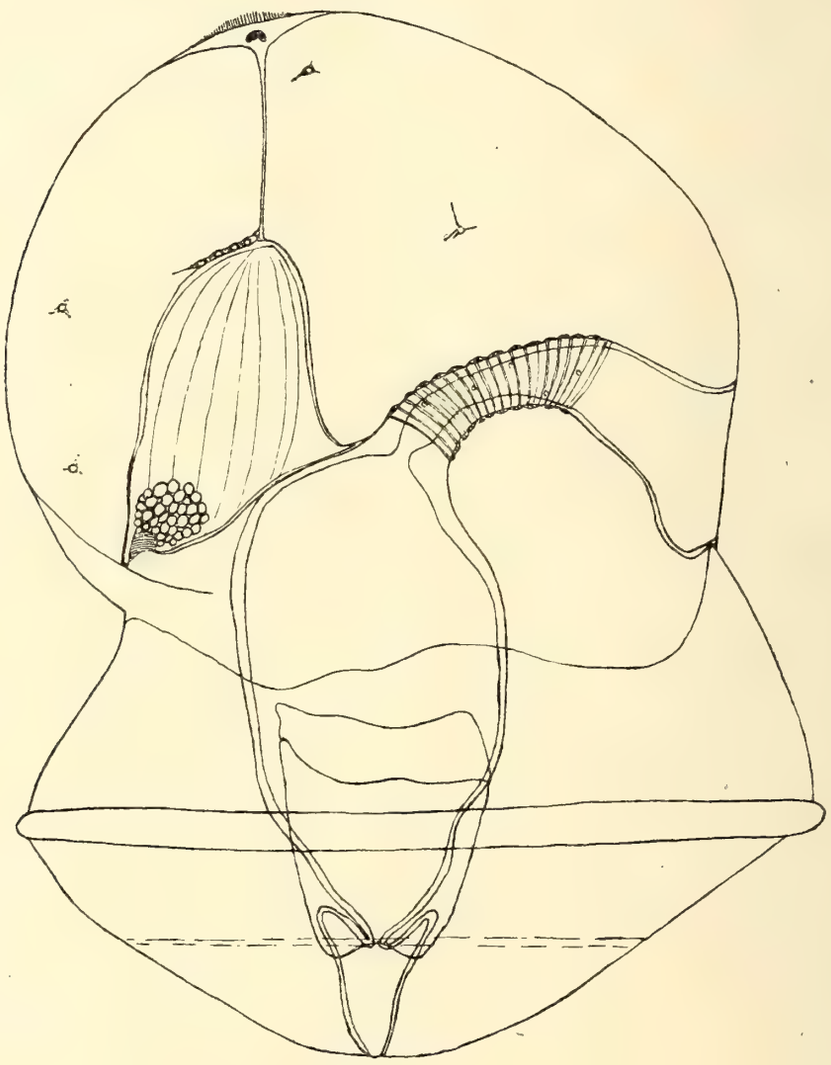


Textfig. H.
Polansicht des eingekerbten Stadiums.
(Man vergleiche dazu die Polansichten auf Taf. 6, Fig. 4 und 5.)

bildung der Cölome gegenüber dem *T. krohnii*-Stadium anzusehen, indem bereits beide Cölomsäckchenpaare zu beiden Seiten des Darmes ausgebildet sind. Das Rumpfcölom ist bedeutend größer als früher, hat ein weites Lumen und umfaßt den Darm an der Übergangsstelle vom Mittel- zum Enddarm. Das Kragencölom liegt als paariges Bläschen von viel engerem Lumen gegen den Apex der Larve vor dem Rumpfcölom.

Die Larve verändert sich nunmehr fast plötzlich, ganz unvermittelt, und erhält ein ganz anderes Aussehen und eine veränderte Gestalt. (Taf. 6, Fig. 6, 7 und Textfig. H, I, K.) Im ganzen stimmt die oben zitierte Be-

schreibung Morgans ganz gut auch für das entsprechende Entwicklungsstadium von *Balanoglossus clavigerus*, so daß ich mich daher kurz fassen kann. Die Unterschiede zwischen beiden Formen sind geringfügiger Natur; sie betreffen nur den verschiedenen Verlauf der longitudinalen Wimperkränze und die Anlage der Kiemenspalten. Die wesentlichsten Punkte der eingetretenen Veränderung sind:



Textfig. I.
Skizze eines eingekerbten Stadiums nach dem Leben.
(Beide Cölomsäckchenpaare angelegt, Rüsseldrüse, Hydrocöl mächtig entwickelt.)

1. Abnahme der Körpergröße bis fast auf die Hälfte und Reduktion des Blastocöls. (Man vergleiche die bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Entwicklungsstadien, Taf. 6, Fig. 2—7.) Die Larve ist nun beiläufig wieder so groß wie im *Tornaria müllerí*-Stadium.
2. Keulenförmige Gestalt. Der vordere Teil, der spätere Rüssel, ist keulenförmig geworden. Man vgl. insbesondere Textfig. I und K mit dem *T. krohnii*-Stadium.

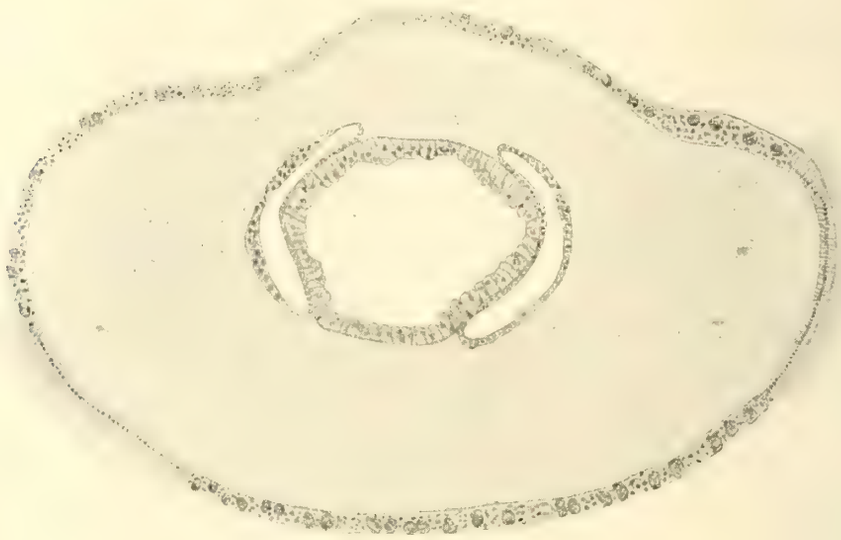
3. Durch eine tiefe ringförmige Einschnürung in der Mitte des Körpers vor dem Ventralsattel wird der vordere Teil (Rüssel) von dem übrigen Körper abgesetzt. Diese Einkerbung (die »deep constriction« Morgans) ist für dieses Stadium so kennzeichnend, daß ich dasselbe kurzweg als »eingekerbtes Stadium« bezeichnen will. (S. Textfig. K.)
4. Geringere Durchsichtigkeit. Die Larve ist trüber geworden, nicht mehr so krystallhell durchsichtig wie z. B. noch im *Tornaria krohnii*-Stadium.
5. Der geänderte Verlauf der Wimperkränze. Die sekundären Loben und Sättel, die Lateralloben sind vollständig geschwunden, und es ist jetzt wieder ein ähnlich gerader Verlauf der longitudinalen Wimperstränge zu beobachten wie im *Tornaria mülleri*-Stadium. Die Wimperstränge verlaufen nun nicht mehr wellenförmig wie im *Tornaria krohnii*-Stadium, sondern ziehen auf dem kürzesten Wege zur Scheitelplatte. Das Verhältnis desselben zur Scheitelplatte hat sich jedoch gegen früher nicht geändert. Noch immer ziehen die Wimperschnüre zur Scheitelplatte und verschmelzen in derselben, was besonders aus Textfig. K deutlich hervorgeht.

Textfig. K.
Längsschnitt durch ein eingekerbtes Stadium. (Man beachte die schlauchförmige Herzblase neben dem Hydroporus.)

6. Die innere Organisation hat gleichfalls weitgehende Veränderungen erfahren. Die Darmwand ist viel dicker geworden. (Man vgl. besonders Textfig. N.) Am Ösophagus, der immer lebhafte Schluckbewegungen vollzieht, hat sich die Ringmuskulatur stark entwickelt. Die Muskelfasern umfassen ringförmig den Ösophagus. (Textfig. I.) Das Hydrocöl hat stark an Umfang zugenommen,

seine Muskulatur ist viel stärker als früher. (Textfig. N, Taf. 8, Fig. 29a u. b.) Im lebenden Objekte sieht man die Muskelstränge in großer Zahl als krystallhelle Stränge vom höchsten Punkt des Hydrocöls gegen den Hydroporus zu ziehen und lebhafte Kontraktionen ausführen. (Textfig. I.) Die Muskulatur des Hydrocöls ist anfangs bilateral symmetrisch angeordnet und konzentriert sich auf die Seiten, mehr gegen den Apex zu, später jedoch bildet sie sich gleichmäßig im ganzen Umfang des Hydrocöls aus. (Taf. 8, Fig. 28, Textfig. N.)

Die Cölome sind gewachsen. Sie liegen dem Darm als breite Platten an und umfassen ihn. (Textfig. L u. M.) Der Größenunterschied zwischen Kragen- und Rumpfcölomist ein sehr bedeutender. Das



Textfig. L.
Querschnitt durch ein eingekerbtes Stadium.
(Zu beiden Seiten des Darms die deselben umfassenden Rumpfcölome.)

Kragencölom erscheint bei den lebenden Tieren etwas dunkler gefärbt und liegt als schmaler dunkler Streifen oberhalb des Rumpfcöloms. (Textfig. M, Taf. 6, Fig. 6 u. 7.) Die Rüsseldrüse ist sehr mächtig entwickelt und hat die Form einer Halbkugel mit unregelmäßig gekerbter Oberfläche. Die Herzblase ist bedeutend größer geworden und liegt nun fast ganz innerhalb der Rüsseldrüse in der Nähe des Hydroporus. (Vgl. außer Textfig. I und K die früheren Ausführungen über Rüsseldrüse und Herzblase auf p. 269 und die Figuren auf Taf. 7, 22 u. 23b, Taf. 8, 24—27.)

## Einige anatomisch-histologische Details.

Es liegt nicht im Plane dieser Untersuchung, auf die Anatomie und Histologie der erörterten Entwicklungsstadien von *Balanoglossus clavi-*

*gerus* D. Ch. bis ins Detail einzugehen. Derartige Angaben sind bereits von Morgan und vor allem von Spengel in ausreichendem Maße gegeben worden. Einige wichtigere Einzelheiten sollen jedoch trotzdem hier wenigstens gestreift und durch Abbildungen veranschaulicht werden, vor allem solche, die von den genannten Forschern nicht besprochen wurden, aber auch aus einem anderen Grunde. Es ergibt sich nämlich schon aus einem Vergleiche der entsprechenden Abbildungen eine bis ins Detail gehende Übereinstimmung der anatomischen Verhältnisse der von mir oben geschilderten, aus der Adria stammenden Entwicklungsstadien von *B. cl.* mit jenen von Spengel im Golfe von Neapel und bei Messina gefischten Larven. Spengel hat in seiner Arbeit nicht gesagt und nicht sagen können, zu welchem erwachsenen Tiere die von ihm beobachtete *Tornaria mülleri* und *krohnii* gehören. Die Übereinstimmung nicht nur der äußeren Morphologie, sondern auch der anatomischen und histologischen Verhältnisse der adriatischen und Neapler Formen, ferner — soweit sich dies aus den unsicheren Angaben Spengels in diesen Punkten beurteilen läßt — die gleichartige Entstehung der Herzblase und der Cölome bei den Larven aus diesen beiden Meeresabschnitten — führt notgedrungen zum Schlusse, daß die von Spengel beschriebenen neapolitanischen Tornarien gleichfalls zu *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. gehören. Im Golfe von Neapel ist zwar diese Form nur selten aufgefunden worden (es erscheint nicht ausgeschlossen, daß bei systematischer Durchsuchung des Gebietes noch weitere bisher nicht bekannte Laichplätze nachgewiesen werden), aber an dem nur wenige Kilometer entfernten Sandstrand von Arienzo (Golf von Gaeta), der fast analoge biologische Verhältnisse zu jenem von Grado bietet, ist sein massenhaftes Vorkommen seit langer Zeit bekannt. So ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß wenigstens ein Teil der im Neapler Golf gefischten Entwicklungsstadien von jener Gegend herstammen. Leider sind die Strömungsverhältnisse dieses Küstenstreifens noch viel zu wenig erforscht, als daß man mit Sicherheit diesbezügliche Angaben machen könnte. — Man vgl. Fig. 30,

Textfig. M.
Längsschnitt durch Kragen- und Rumpfcölom eines Stadiums kurz vor der Metamorphose.
(Der darunterliegende Darm ist nur angedeutet.)

31a, 31b, 34, 35 der Taf. 8, ferner die Fig. 42 auf Taf. 9 mit den entsprechenden Abbildungen und Schilderungen Spengels und man wird eine außerordentliche Übereinstimmung der anatomischen Verhältnisse nicht bestreiten können.

Die anatomischen und histologischen Verhältnisse der Augen und der Scheitelplatte wurden bereits im 1. Teile dieser Abhandlung ausführlich erörtert. Auch hinsichtlich der Herzblase und der Cölome verweise ich auf die in den betreffenden Kapiteln im vorstehenden enthaltenen Ausführungen, es erübrigt daher nur die Erörterung der anatomisch-histologischen Verhältnisse des Darmtractus, Hydrocöls und des Ectoderms mit dem Wimperapparat, wobei ich mich möglichst kurz fassen werde.

Textfig. N.
Längsschnitt durch ein Stadium kurz vor der Metamorphose.

## Ectoderm und Wimperapparat.

In dieser Beziehung ist eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den adriatischen und neapolitanischen Formen festzustellen.

Das Epithel der Tornarien ist aus ganz platten polygonalen Zellen gebildet. (Taf. 8, Fig. 35, man vgl. damit Spengels übereinstimmende Abbildung Taf. 25, Fig. 126.) Daß die Epithelzellen, wie Spengel mittels Jodtinctur feststellen konnte, mit zerstreuten Wimperhaaren bedeckt sind, konnte ich nicht feststellen, ebensowenig konnte ich die von dem genannten Forscher angegebenen, zwischen den polygonalen Epithelzellen liegenden sternförmigen Elemente auffinden. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den neapolitanischen und adriatischen Formen besteht in bezug auf die Drüsenzellen, die bei den letzteren augenscheinlich in viel größerer Zahl das Ectoderm durchsetzen. Fig. 45 auf Taf. 9 stellt einen Schnitt durch das Epithel eines *Tornaria krohnii*-Stadiums dar. Die rechte Hälfte des Schnittes zeigt das Epithel flach, die linke senkrecht getroffen. Die Drüsenzellen sind von (im Vergleich zu den übrigen Epithelzellen) riesiger Größe,

durchsetzen das relativ zellkernarme Epithel seiner ganzen Dicke nach und sind bei Delafield-Hämatoxylinfärbung intensiv dunkelblau bis violett gefärbt. In Fig. 44 auf Taf. 9 ist ein Querschnitt durch das Ectodermepithel einer kurz vor der Metamorphose stehenden Larve (also etwa im Stadium abgebildet in Textfig. N) dargestellt. Es ist sehr viel dicker, enthält viele mehr Kerne als früher und zahlreiche Drüsenzellen. Besonders stark sind diese Drüsenzellen regelmäßig in der Zone zwischen Ventralband und circulärer Wimperung, aber auch an den entsprechenden Stellen der Dorsalseite ausgebildet, also in jener Region, die beim ausgebildeten Tiere der Kragenregion entspricht. Aber auch auf dem Analfelde sind sie sehr gut zu sehen. (Taf. 8, Fig. 33.) Sie umgeben den circulären Wimperring in einem breiten circulären Bande. Eine konzentrische, weniger Drüsenzellen enthaltende Zone verläuft neben dem sekundären Wimperring, während als 3. konzentrischer Ring noch eine Zone in unmittelbarer Nähe des Afters verläuft.

Die Struktur des Hauptwimperringes der adriatischen Tornarien entspricht völlig der Spengelschen Darstellung bei den neapolitanischen und Messinaer. Ähnlich sind übrigens auch die Beschreibungen Bournes und Morgans. (Taf. IV, Fig. 25.) Auch bei den adriatischen Tornarien sind die den großen Wimperring zusammensetzenden Zellen rhombisch gestaltet und ganz eigenartig angeordnet (Taf. 8, Fig. 30): »die Zellen jeder nächstfolgenden Reihe greifen zwischen 2 der vorhergehenden ein«. (Man vgl. Spengels Fig. 112, Taf. XXV mit meiner Fig. 30, ebenso Spengels Querschnitt durch den Hauptwimperring Taf. XXV, Fig. 110 mit meiner Fig. 31a, ebenso Morgans Abbildung Taf. IV, Fig. 30.) Die den Wimperring zusammensetzenden Zellen sind durch eine eigentümliche glashell durchsichtige Substanz voneinander getrennt, was besonders in den späteren Stadien, kurz vor der Metamorphose hervortritt, wenn die Zellen des Wimperkranzes etwas lockerer aneinander gereiht erscheinen und auseinandertreten. (Taf. III, Fig. 31b.)

## Der Darmtractus.

In den hier besprochenen Stadien weist der Darm bereits ganz ausgesprochene Gliederung in Ösophagus, Mitteldarm (Magen) und Enddarm auf. Der Ösophagus ist gegen den parallel zur Hauptachse verlaufenden Mittel- und Enddarm in einem Winkel gebogen. Betrachten wir zunächst den Ösophagus. (Längsschnitt: Taf. 9, Fig. 38, Querschnitt: Fig. 39.) Wie bereits von Metschnikoff, Spengel und Morgan festgestellt, besteht seine Wandung aus einer zweischichtigen Zellage: Epithel und Muskulatur. (Vgl. hierzu Spengels Fig. 91 und 64 auf Taf. XXIV.) Drüsenzellen im

Ösophagus wurden von keinem dieser Autoren angegeben. Auf dem Längsschnitt Fig. 38 (Taf. 9) sind viele Drüsenzellen im vorderen Teile des Ösophagus zu sehen, die merkwürdigerweise im rückwärtigen verdickten Teile ganz fehlen. Der Querschnitt, Fig. 39, der die starke Abplattung des Ösophagus zeigt, stimmt in bezug auf Epithel und Muskulatur sehr gut mit Morgans Abbildung Taf. IV, Fig. 28 u. 29 (bis auf die zahlreichen Drüsenzellen), während gegenüber Spengel (Taf. XXV, Fig. 128 u. 129) abgesehen von den dort fehlenden drüsigen Elementen auch der Unterschied besteht, daß dort nur ein einschichtiges Epithel angedeutet ist, in meinem Schnitte jedoch ein dickes mehrschichtiges zu beobachten ist.

Bezüglich der den Ösophagus umgebenden Muskulatur verweise ich insbesondere auf Textfig. I, eine Skizze nach dem Leben, in welcher die feinen homogenen Fäden der Ringmuskeln als ziemlich dicke, am lebenden Objekt glashelle, Stränge hervortreten.

Am rückwärtigen Ende des Ösophagus, kurz vor dem Übergang in den Magen verdickt sich das Epithel zu einer halbringförmigen mehrschichtigen Zellage, die sich beiderseits scharf gegen das viel weniger hohe weil einschichtige Magenepithel abhebt. Die Bewimperung der Zellen ist hier auffallend stark, die Cilien ragen weit ins Darmlumen vor. (Taf. 9, Fig. 37.) Ähnliches wurde bereits von Bateson, Schimkewitsch, Spengel und Ritter beobachtet. Der Vergleich mit dem Endostyl der Tunicaten liegt nahe, bis auf das vollständige Fehlen von Drüsenzellen. Schimkewitsch homologisiert diese Rinne mit dem Endostyl der Vertebraten. Ich halte diesen Gedanken für nicht sehr glücklich und bin eher mit Ritter (12) der Ansicht, diese Bildung habe wohl nur die Funktion eines Endostyls. Auf die Frage der Homologisierung möchte ich in diesem Zusammenhange nicht weiter eingehen.

Auch die Cardiaöffnung ist mit besonders langen Wimpern umstellt. (Taf. 9, Fig. 42.) Die Zellen, die den Magen zusammensetzen, bilden ein einschichtiges Pflasterepithel, die Form der Zellen ist unregelmäßig polygonal (Taf. 9, Fig. 43), ihre Kerne sind relativ groß. Die von Spengel beobachteten sternförmigen Zellen, die zwischen diesen Epithelzellen eingestreut sind, habe ich nicht finden können. Die Darmzellen zeigen im Querschnitt (Taf. 9, Fig. 40 u. 41) verschiedene Höhe, oft sind sie kubisch, dann kolbig, keulenförmig verdickt und ragen besonders in den der Metamorphose vorangehenden Stadien »domförmig« ins Darmlumen vor. (Textfig. N, Taf. 9, Fig. 41.) Spengels Darstellung ist ganz übereinstimmend. Was die Bewimperung der Darmzellen betrifft, so verhalten sich die einzelnen Partien des Magens verschieden, auch tritt im Laufe

der Entwicklung insofern eine Veränderung ein, als noch im *Tornaria krohnii*-Stadium der Darm zum größten Teile bewimpert ist (Taf. 9, Fig. 38, 40, 46) später aber, sobald die Zellen die geschilderte Formveränderung erfahren und keulenförmig ins Darmlumen vorspringen, eine Bewimperung derselben nicht mehr zu beobachten ist. (Textfig. N.) Die Darstellung des Enddarms der neapolitanischen Formen durch Spengel, ebenso die Befunde über die Afteröffnung zeigen so weitgehende Übereinstimmung, daß der Hinweis auf die Figuren (Spengel, Taf. XXIII, Fig. 54 u. 57, meine Abbildung Taf. 9, Fig. 42, u. Taf. 8, Fig. 34) vollständig genügen dürfte, und mich ein Vergleich dieser Abbildungen weiterer Ausführungen enthebt.

Die Anlage der Kiemenspalten zu besprechen ist hier nicht der Ort, da dieselbe bei der adriatischen Form erst nach der Metamorphose erfolgt.

## Das Eichelcölom (Hydrocöl).

Das Eichelcölom, das noch im *Tornaria mülleri*- (Textfig. A) Stadium, ja sogar noch viel später (Taf. 6, Fig. 1—4, Textfig. F) ein ziemlich schmaler, fast senkrecht zur Körperlängsachse (After—Scheitelpol) stehender Schlauch war, nimmt in den Übergangsstadien zum eingekerbten Stadium immer mehr an Volumen zu und wird zu einem dickwandigen Sacke. (Taf. 6, Fig. 6 u. 7, Textfig. H, I, K, N.) Während früher der Ausführungsgang des Hydrocöls als langer, schmaler Schlauch ausgebildet war, dessen enges Lumen sich mehr oder minder scharf von jenem weiteren des Hydrocöls selbst absetzte, wird jetzt der Ausführungsgang selbst immer kürzer, während der Hohlraum und später die Wandung des Eichelcöloms an Größe zunimmt. Das hat zur Folge, daß die Herzblase, die wie oben ausführlich geschildert (p. 269) von der Peripherie längs des Ausführungsganges des Hydrocöls mehr ins Innere gewandert ist und von dem Hydrocöl und der Rüsseldrüse zu beiden Seiten eingeschlossen wurde, scheinbar seine Lage verändert hat, indem die Herzblase nun wieder wie anfänglich neben dem Hydroporus zu liegen kommt. (Vgl. die Schnittserie Taf. 8, Fig. 24 bis 27 und Textfig. I.) Auf eine ausführliche Erörterung der Histologie der Wandung des Hydrocöls möchte ich hier nicht weiter eingehen, da dieses Kapitel von den früheren Autoren erschöpfend behandelt wurde. — Es ist besonders die obere, gegen die Scheitelplatte zu gerichtete Hälfte des Hydrocöls, die die Muskulatur ausbildet, wie besonders von Morgan (p. 412) hervorgehoben wurde. Auf Textfig. K u. N tritt dies besonders deutlich hervor. In Textfig. K zeigt die Muskulatur eine beinahe bilateral symmetrisch zu nennende Anordnung. Es lassen sich Quer-, Längs-, Ringmuskeln beobachten. Besonders die Längsmuskeln treten beim lebenden

Objekt als glashell durchsichtige, stark sich kontrahierende und expandierende Stränge hervor. (Textfig. H.) Sehr bald, in einem diesem und dem in Textfig. K dargestellten folgenden Stadium (Textfig. N), das bereits den Übergang zur Metamorphose bildet, ist das Lumen des Hydrocöls bereits stark reduziert, infolge der enormen Ausbildung der Muskulatur, die nunmehr auf allen Seiten, ringförmig, an der Wand des Hydrocöls zur Ausbildung gelangt. (Textfig. N, Taf. 8, Fig. 28, 29a u. b, vgl. dam. Morgans Fig. 26 auf Taf. XXV.) Taf. 8, Fig. 28 stellt einen Querschnitt, Fig. 29a u. b 2 Längsschnitte durch das Hydrocöl dar. Das Lumen wird durch die große Muskelmasse beinahe vollständig verdrängt, der übrigbleibende kleine Raum in seinem unteren Teile durch die Rüsseldrüse und die Herzblase ausgefüllt.

Die Anlage des Nervensystems (abgesehen von der Scheitelplatte) erfolgt bereits in den Übergangsstadien von *Tornaria krohnii* zum »eingekerbten Stadium«. Ich will jedoch die Besprechung dieses Gegenstandes für den 3. Teil dieser Studien, der die Metamorphose behandelt, aufsparen und die Entwicklung des Nervensystems — soweit ich sie feststellen konnte — erst dort näher erörtern.

## Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Das »*Tornaria mülleri*«-Stadium des *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. geht im Laufe der Entwicklung in das »*Tornaria krohnii*«-Stadium durch Ausbildung der für dieses Stadium so charakteristischen sekundären Loben und Sättel über. Die adriatische »*Tornaria krohnii*« ist ein älteres Entwicklungsstadium der »*Tornaria mülleri*« und gehört wie diese zu *Balanoglossus clavigerus* D. Ch.

2. Die Herzblase entsteht bei *B. cl* im Stadium der *Tornaria. mülleri* etwa gleichzeitig oder etwas später als das Rumpfcölom in unmittelbarer Nähe des Hydroporus durch eine Wucherung des Ectoderms.

3. Bei *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. erfolgt die Bildung des Kragencöloms im Stadium der *Tornaria krohnii* oder etwas später dadurch, daß vom paarigen Rumpfcölom sich je ein vorderes Bläschen abschnürt.

4. Auf das *Tornaria krohnii*-Stadium folgt das von mir als »eingekerbt« bezeichnete Stadium, dem eine ringförmige Einschnürung in der Körpermitte eigentümlich ist.

5. Mit großer Wahrscheinlichkeit läßt sich die Identität der von Spengel aus dem Golf von Neapel und von Messina beschriebenen *Tornaria mülleri* und *krohnii* unbekannter Abstammung mit den entsprechenden Entwicklungsstadien des adriatischen *Balanoglossus clavigerus* feststellen, so daß auch die Spengelschen Formen von *Balanoglossus clavigerus* abstammen dürften.

Neapel, Zoologische Station, 20. Juni 1914.

---

## Literaturverzeichnis.

Vgl. das ausführlichere Literaturverzeichnis am Schlusse des ersten Teiles dieser Studien (22). Im folgenden werden nur die für die vorliegende Arbeit unmittelbar in Betracht kommenden und darin erwähnten Arbeiten aufgezählt. Wo im Texte von »Spengel« die Rede ist, ist, bis auf wenige ausdrücklich betonte Fälle, stets die große Monographie dieses Autors in Fauna und Flora, Neapel (10) gemeint. Ebenso ist, wenn von »dem ersten Teile dieser Studien«, »meiner ersten Abhandlung« Erwähnung geschieht, darunter stets die unter Nr. 22 erwähnte Arbeit, nicht die vorläufige Mitteilung zu verstehen.


1. 1850. Müller, Joh., Über die Larven und Metamorphose der Echinodermen. in: Abh. Akad. Wiss. Berlin.
2. 1854. Krohn, A., Beobachtungen über Echinodermenlarven. Arch. f. Anat., Physiol. und wiss. Medizin.
3. 1867. Müller, Fritz, [Über das Herz der *Tornaria*]. in: Ber. über Fortschr. d. Anat., Phys. u. Generationslehre im J. 1867. [Zitiert nach Spengel.]
4. 1870. Metschnikoff, E., Untersuchung über die Metamorphose einiger Seesterne. 1. Über *Tornaria*. in: Zeit. wiss. Z. 20. Bd.
5. 1873. Agassiz, Alexander, The history of *Balanoglossus* and *Tornaria*. Mem. Americ. Acad. Arts u. Sc. Vol. 9.

5a. 1877. Spengel, J. W., Über den Bau und die Entwicklung des *Balanoglossus*. in: Ber. 50. Vers. Ges. D. Naturf. u. Ärzte, München.

6. 1884. Bateson, William, The Early stages in the development of *Balanoglossus*. in: Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 24.
7. 1885. — The later stages in the development of *Balanoglossus kowalewskii* with a suggestion as to the affinities of the Enteropneusta. ibid. Vol. 25.
8. 1888. Bourne, Gilb. C., On a *Tornaria* found in british seas. in: Journ. Mar. biol. Assoc. (2). Vol. 1.
9. 1891. Morgan, T. H., Growth and development of *Tornaria*. in: Journ. Morph. Vol. 5.
10. 1892. Spengel, J. W., Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

11. 1894. Morgan, T. H., The development of *Balanoglossus*. in: Journ. Morph. Vol. 9.

12. 1894. Ritter, Wm. E., On a new *Balanoglossus* and its possession of an endostyle in: Z. Anz. 17. Bd.

13. 1900. — The structure and significance of the heart of Enteropneusta. ibid. 26. Bd.

14. 1902. Dawydoff, C., Über die Regeneration der Eichel bei den Enteropneusten. ibid. 25. Bd.

15. 1903. Ritter, Wm. E. & B. M. Davis, Studies on the ecology, morphology and speciology of the young of some Enteropneusta of western North America. in: Univ. Calif. Publ. Z. Vol. 1.

16. 1907. Dawydoff, C., Sur la morphologie des formations cardio-pericardiaques des Enteropneustes. in: Z. Anz. 31. Bd.

17. 1909. — Beobachtungen über den Regenerationsprozeß bei den Enteropneusta. in: Zeit. Wiss. Z. 93. Bd.

18. 1910. Korschelt, E. & K. Heider, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgeschichte. Allg. Teil. IV. Lief. 1. u. 2. Aufl.

19. 1911. Stiasny, Gustav, Über adriatische *Tornaria*- und *Actinotrocha*-Larven. Sitz. Ber. Akad. Wien. 120. Bd.

19a. 1912. — Beobachtungen über die marine Fauna des Triester Golfes während des Jahres 1911. in: Z. Anz. 39. Bd.

20. 1913. Spengel, J. W., Enteropneusta. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften Jena. 3. Bd.

21. 1913. Stiasny, Gustav, Studien über die Entwicklung von *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. (Vorläufige Mitteilung.) in: Z. Anz. 42. Bd.

22. 1914. — Studien über die Entwicklung des *Balanoglossus clavigerus* Delle Chiaje 1. Die Entwicklung der *Tornaria*. in: Zeitschr. Wiss. Z. 110. Bd.

---

# Tafelerklärung.

## Tafel 6.

Habitusbilder nach dem Leben.

Fig. 1. Übergangsstadium von Stadium der *Tornaria mülleri* zum *krohnii*-Stadium.
Fig. 2. *Tornaria krohnii* typica. Von der Seite.
Fig. 3. Dasselbe Stadium. Dorsalansicht. (Man achte auf die Herzblase und den neben derselben ersichtlichen Hydroporus.)
Fig. 4. Polansicht eines jüngeren *Tornaria krohnii*-Stadiums.
Fig. 5. Polansicht eines vorgeschrittenen *Tornaria krohnii*-Stadiums.
Fig. 6. Eingekerbtes Stadium. Seitenansicht.
Fig. 7. Eingekerbtes Stadium. Ventralansicht.

## Tafel 7.

Entwicklung der Herzblase und der Rüsseldrüse.

Fig. 8. Querschnitt durch die Anlage der Herzblase. Daneben der Ausführungsgang des Hydrocöls.

Fig. 9a u. b. 2 Querschnitte aus einer Serie, eine etwas ältere Anlage der Herzblase darstellend.

Fig. 10. Anlage der Herzblase, daneben die Wand des Hydroporus im Schnitt getroffen.

Fig. 11. Schon vorgeschrittenere Herzblase, neben dem Ausführungsgang des Hydrocöls, noch immer in Zusammenhang mit dem Ectoderm.

Fig. 12. Abgelöste Herzblase neben dem Ausführungsgang des Hydrocöls.

Fig. 13. Dasselbe, etwas älteres Stadium mit beginnender Muskelbildung.

Fig. 14. Herzblase (weites Lumen) und Hydrocöl (enges Lumen) im Querschnitte.

Fig. 15. Kleine Herzblase, die sich verhältnismäßig früh, aus wenigen Zellen bestehend, abgelöst hat.

Fig. 16. Herzblase wird von dem Hydrocöl umfaßt, wie das Pferd von den Schenkeln des Reiters.

Fig. 17. Hydrocöl rechts und links, in der Mitte die Herzblase, im Querschnitte.

Fig. 18. Herzblase, darüber am Boden des Hydrocöls die Anlage der Rüsseldrüse.

Fig. 19. Dasselbe. Epithel der Herzblase stark, Rüsseldrüse noch schwach ausgebildet. Rechts unten Anlage des Nervensystems. (Stadium der *Tornaria krohnii*.)

Fig. 20. Querschnitt durch das Hydroöcl, mit Rüsseldrüse, Herzblase und primärem Blutraum.

Fig. 21. Von links nach rechts: Rüsseldrüse im Hydrocöl, primärer Blutraum in offener Verbindung mit dem Blastocöl, Herzblase, Anlage des Nervensystems. (Stadium der *T. krohnii*.)

Fig. 22. Mächtige Ausbildung der Rüsseldrüse. Herzblase im Schnitte zweimal (rechts und links getroffen). (Übergang zum eingekerbten Stadium.)

Fig. 23. Zwei Schnitte einer Serie (ein dazwischen liegender Schnitt nicht abgebildet) durch Hydrocöl, Rüsseldrüse, Herz. Auf 23a besonders gut die Ausfüllung des primären Blutraums durch das intensiv gefärbte faserige Gewebe zu sehen. 23b. Traubenförmige Bildung der Rüsseldrüse. (Eingekerbtes Stadium unmittelbar vor der Metamorphose.)

## Tafel 8.

Fig. 24—27. 4 Schnitte einer Serie (eingekerbtes Stadium). Im teilweise getroffenen Hydrocöl die mächtig entwickelte Rüsseldrüse mit der darin zum Teil eingeschlossenen, zweizipfeligen Herzblase, darunter Anlage des Nervensystems, daneben rechts in Fig. 26 und 27 der Hydroporus.

Fig. 28. Hydrocöl im Querschnitt.

Fig. 29a u. b. Hydrocöl im Längsschnitt, 2 nicht aufeinander folgende Schnitte einer Serie. Im Stadium etwa der Textfig. N.

Fig. 30. Flachschnitt durch ein Stück des Hauptwimperringes eines *Tornaria krohnii*-Stadiums.

Fig. 31a u. b. Längsschnitt durch den Hauptwimperring eines a) *Tornaria krohnii*-, b) eines Stadiums unmittelbar vor der Metamorphose.

Fig. 32. Querschnitt durch den circulären Wimperring einer *Tornaria krohnii*.

Fig. 33. Totalansicht des Analfeldes eines *Tornaria krohnii*-Stadiums. Cons. Subl. Eisessig, Delaf.-Häm atox.
Fig. 34. Afteröffnung eines *Tornaria krohnii*-Stadiums.
Fig. 35. Stück des Körperepithels desselben.

## Tafel 9.

Fig. 36. Längsschnitt durch ein *Tornaria krohnii*-Stadium mit ausgebildetem Rumpf- und Kragencölom.
Fig. 37. Querschnitt durch das Endostyl
Fig. 38. Längsschnitt durch den Ösophagus einer *Tornaria krohnii.*
Fig. 39. Querschnitt durch den Ösophagus einer *Tornaria krohnii.*
Fig. 40. Darmepithel einer solchen. Querschnitt.
Fig. 41. Darmepithel eines eingekerbten Stadiums. Querschnitt.
Fig. 42. Afteröffnung und Enddarm im Längsschnitt. *Tornaria krohnii*-Stadium.
Fig. 43. Epithel des Magens einer *Tornaria krohnii.*
Fig. 44. Körperepithel eines eingekerbten Stadiums.
Fig. 45. Körperepithel eines *Tornaria krohnii*-Stadiums.
Fig. 46. Das paarige Rumpfcölom zu beiden Seiten des Mitteldarms. Querschnitt. *Tornaria krohnii*-Stadium.
Fig. 47. Längsschnitt durch ein eingekerbtes Stadium.

**R. FRIEDLANDER & SOHN IN BERLIN NW. 6.**

In unsern Verlag ist übergegangen:

# DIE TURBELLARIEN ALS PARASITEN UND WIRTE

von

**L. v. GRAFF**

1903

Ein Band in groß-4 von VI u. 66 Seiten mit 1 Textfigur und 3 Tafeln in Folio und Quart, davon 2 in Farbendruck, nebst Tafelerklärung.

Wir liefern bis auf weiteres Exemplare
**zu dem ermäßigten Preise von 6 Mark**
anstatt des bisherigen Ladenpreises von
**14.50 Mark.**

— Die Auflage ist nur klein —

In den Lehrbüchern der Zoologie werden noch immer die Turbellarien als »freilebende« Plattwürmer den »parasitischen« Gruppen der Trematoden und Cestoden gegenübergestellt und damit der Beweis dafür erbracht, daß die Kenntnis von der weiten Verbreitung des Parasitismus in der erstgenannten Abteilung der Plattwürmer noch nicht Gemeingut der Fachgenossen geworden ist. Und doch verdienen die parasitischen Turbellarien eine besondere Aufmerksamkeit angesichts der nie bezweifelten Tatsache, daß Trematoden und Cestoden von den Turbellarien abstammen, und daß bei den parasitischen Formen der letztere die Aufklärung zu suchen sei, für den Weg, welcher vor freilebenden Formen zu so extremen Anpassungen geführt hat, wie sie uns der Bau und die Entwicklungsgeschichte der Trematoden und Cestoden darbieten.

In dieser Überzeugung hat Professor v. Graff auf seinen ausgedehnten Studienreisen der letzten Jahre sein Hauptaugenmerk auf die parasitischen Turbellarien gerichtet und den diese betreffenden Teil seiner Studien in dieser neuesten Arbeit niedergelegt. Es erschien passend, daneben auch die Rolle der Turbellarien als Wirte darzustellen, und damit die Aufmerksamkeit auf die in der Literatur meist ganz übersehenen zahlreichen Parasiten derselben zu lenken.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

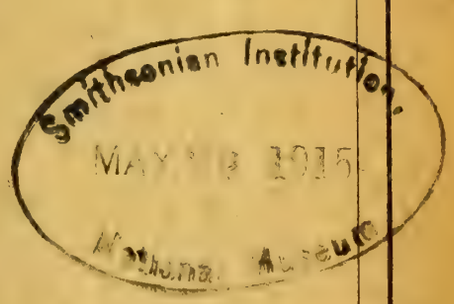
## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

22. Band, Nr. 9.

**Florence Peebles,** A Description of three Acoela from the Gulf of Naples.

pag. 291—312. With 12 text-figures and plate 10.




BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1915.

*Ausgegeben den 7. April 1915.*

# A Description of three Acoela from the Gulf of Naples.

1. *Aphanostoma pulchella*, (Uljanin, non *A. pulchella* mihi Pereyaslawzewa).
2. *Monochoerus lineatus*, n. sp.
3. *Amphiscolops fuligineus*, n. sp.

by

**Florence Peebles.** PhD.

(With 12 text-figures and plate 10.)

## Contents.

A. Introduction . . . . . 292
B. Description . . . . . 293
1. Aphanostoma pulchella. . . . . 293
a) Historial review . . . . . 293
b) External features and behaviour . . . . . 294
c) Anatomy . . . . . 295
2. Monochoerus lineatus . . . . . 298
a) External appearance. . . . . 298
b) Anatomy . . . . . 299
c) Relation to other Acoela. . . . . 302
3. Amphiscolops fuligineus . . . . . 304
a) External appearance. . . . . 304
b) Anatomy . . . . . 305
c) Relation to other Acoela. . . . . 307
C. Conclusion . . . . . 308
D. Literature . . . . . 310
E. Explanation of figures . . . . . 311

## A. Introduction.

In a brief preliminary note (1913), I described a small acoelous flatworm found together with larger and less abundant forms, collected in the early spring, from the Mergellina, a sheltered harbor lying between Naples and Posilipo. Because of its close resemblance to the species described by Uljanin (1869) under the name *Nadina*[1] *pulchella*, I have given this worm the name *Aphanostoma pulchella.* Among the larger forms occurring in this region, two new species, *Amphiscolops fuligineus*, and *Monochoerus lineatus*, were discovered, but the material was not obtained in great abundance, and for this reason it was necessary to abandon temporarily the determination of the systematic position of the second form. In August of the same year a fresh supply of *Monochoerus* was collected, and serial sections have been made, in order to study the internal anatomy. Through the kindness of Professor Böhmig of Graz, I have had the opportunity of securing some specimens of *Monochoerus illardatus* from Dr. Micoletzky. After comparing this form from the Gulf of Trieste, with the species found at Naples, I am convinced that the latter belongs to the newly identified genus *Monochoerus.* In accordance with the nomenclature used by Löhner and Micoletzky (1911) I have given the Neapolitan form the specific name *lineatus*[2], to indicate the characteristic marking on the dorsal side.

The investigation of these worms was undertaken for the purpose of determining, by means of various experiments, the functions of the sense organs, and not for histological study. As the completion of the experiments is postponed until a comparison of the behaviour of European and American forms can be made, it seems wise at the present time to give a brief description of the external appearance and general structure of these interesting species.

### Technique.

Four different fixing fluids were employed with varying success. Some worms were preserved in Hermann's fluid, others in Gilson's Mercuro-nitric, a third set in Zenker, and a fourth series in Corrosive-acetic. The latter method proved most satisfactory, although Hermann preserved the musculature better than the others. At best these worms are exceedingly difficult to preserve so that the finer structures are clear.

---

[1] The generic name *Nadina* has been abandoned, as will be shown later.

[2] *lineatus* = striped, *illardatus* = flecked.

Various stains were employed, among them APATHY's Haematein 1. A. Good results were obtained by combining DELAFIELD's Haematoxylin with either Orange G, or Eosin. The former combination stained the reproductive cells purple. the glands blue, and the parenchyma a light yellow. Glandular structures were also brought out well by using a triple stain consisting of equal parts of Methyl green, Acid fuchsin, and Orange G.

## B. Description.

1. *Aphanostoma pulchella* (ULJANIN, non *A. pulchella* mihi, PEREYASLAWZEWA).

### a) Historical review.

More than forty years ago ULJANIN (1869) included under the generic name *Nadina* several species of small worms found in the Bay of Sebastopol. According to his classification, the genus *Nadina* includes Aphanostomidae without a pharynx, with mouth opening on the ventral surface behind the otolith, two eyes, and a bursa with no hard parts. LUDWIG VON GRAFF (1886) first pointed out that the position of this genus was not definitely determined, for if there are two genital openings present *Nadina* belongs between *Aphanostoma*, and *Convoluta;* but if there is only one opening, it is intermediate between *Proporus* and *Convoluta.*

*Nadina pulchella*, which is, no doubt, the same species that occurs at Naples, is described by ULJANIN as pear-shaped, yellow in color, with many small rhabdites arranged in diagonal rows upon the surface of the body. The length according to his measurements, varies from 0,48 mm to 0,5 mm. In the region of the mouth and statocyst he observed a mass of dark "pigment" which he interpreted as "diffuse eyes". He also mentions the oil globules in the same region. The position of the ovaries is lateral, and in the center he observed a large round organ which he called a bursa seminalis and lying near it an egg-shaped bladder (Hode). The spermatozoa he represents with large heads and slender tails.

Some years later PEREYASLAWZEWA (1892) in her Monograph on the Turbellaria of the Black Sea, gave a detailed account of a worm which she called *Aphanostoma pulchella* mihi, and which she seemed to consider the same worm that ULJANIN named *Nadina pulchella.* PEREYASLAWZEWA describes this species as small, lively, and easy to

distinguish on account of its size and apple-green color. The otolith is in the usual place, but no eyes are present; the body is covered with cilia. She recognizes that "pigment granules" first described by Uljanin, are not pigment at all, but are the granules of concrement, so often found in the Acoela. These granules appear black on account of their opacity. Much attention is given by this investigator to the pharynx whose structure she considers peculiar to this form. Two types of pharynx have been distinguished by von Graff, the "pharynx simplex", and the "pharynx compositus"; the latter type is divided into two kinds the "bulbosus" and the "plicatus". The pharynx of *Convoluta* belongs to the simplex type, but that of *Aphanostoma pulchella* mihi, according to Pereyaslawzewa, is bulbose. She describes it as formed of two superimposed tubes "qui sont liés par leurs ouvertures; il ne reste une space libre entre leurs parois formée de plusieurs couches de fibres musculaires tres fins. Le vide est traversé par de nombreux filaments musculaires très fins". These fibres are perpendicular to the surface. The outer layer of muscle cells is much more distinct than those composing the inner layer. These finer structures are however not clearly represented in her figures.

When von Graff examined the various species of Acoela from the Black Sea (1904) he found neither the species described by Uljanin, nor that of Pereyaslawzewa. He calls attention (p. 222) to the fact that nothing is said by either author about the number of genital openings, neither is there any accurate statement in regard to the presence of a chitinous mouth-piece on the bursa, and these two points must be clearly established before any definite conclusions are drawn.

The species that I found at Naples resembles that of Uljanin's description so closely that I feel justified in identifying it as *Aphanostoma pulchella*. The generic name *Aphanostoma* must be given because the bursa seminalis has no chitinous mouth-piece, and there are two genital openings (fig. 4). The only point of divergence from the description of Uljanin is in the shape of the mouth which he represents as slit-like instead of round, and he does not seem to have observed the pharynx. As we have only one "Habitusbild" by Uljanin, it is perfectly possible that the pharynx was overlooked by him.

### b) External features, and behaviour.

The body of *Aphanostoma pulchella* is pear-shaped, the broad anterior end measuring about 0,2 mm in diameter, the posterior end tapering to a blunt point (pl. 10, fig. 2). The entire worm never exceeds 0,5 mm

in length. The color, a pale canary yellow, shading into white, is due to a diffuse pigment, and not to special pigment cells. There are no zoochlorella cells present. The "diffuse eyes" which Uljanin mentioned, are small masses of concrement in the region of the mouth. When the worm is swimming or suspended near the surface of the water this concrement appears as a dark mass in the anterior end of the body. Examination of the worm when slightly compressed under the cover-glass, proves that the black color is due to the opacity of the concrement. At times a great accumulation of oil globules in this region makes the animal appear almost translucent.

The behaviour of these small animals is characteristic. They swim rapidly from place to place, but when undisturbed in an aquarium, they gather in masses around the sides of the glass with the tail end down, and the blunt anterior end just below the surface of the water. This collecting of the individuals is of advantage to the investigator, for hundreds of worms may be drawn up together in a small pipette. They are exceedingly sensitive, and are therefore not at all well adapted for experimentation. One may succeed in keeping them alive in glass dishes for forty-eight hours if the water is changed at frequent intervals.

*Aphanostoma pulchella* is pelagic, and is obtained near the shore at a depth of one to two meters. I have never seen the worms crawling on seaweed.

### c) Anatomy.

The surface of the body is ciliated, the cilia being arranged in longitudinal rows (pl. 10, fig. 1, *c*). So far as I can determine these rows are not oblique, but frequently appear so owing to the twisting and turning of the worm. The integument is very thick, and conspicuous, as seen in the transverse sections (figs. 1—4). It consists of tall epithelial cells with deeply staining nuclei. Scattered among these cells at more or less regular intervals, are large glands. The worm is not highly muscular, its movements are largely due to the lashing of the cilia. Definite muscle fibres were not visible in any of the preparations.

The large glandular mass (pl. 10, fig. 1, *fg*) to which the name frontal gland has been given, occupies the entire anterior end of the body. The occurrence of this gland among the acoelous flatworms is frequent. Löhner and Micoletzky distinguish two types of frontal glands those which open by separate ducts on the anterior surface as in *Polychoerus caudatus* Mark, and those in which the ducts converge into one common duct. This type is illustrated in *Convoluta roscoffensis*. The frontal gland of

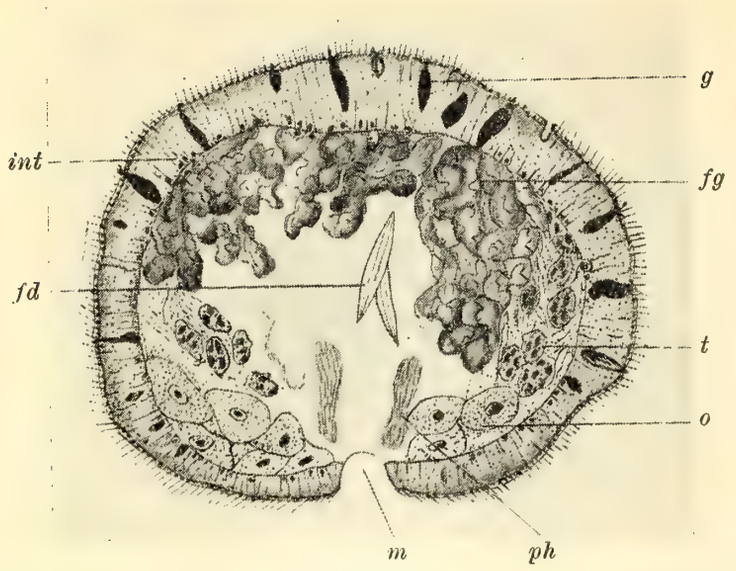



Fig. 1.

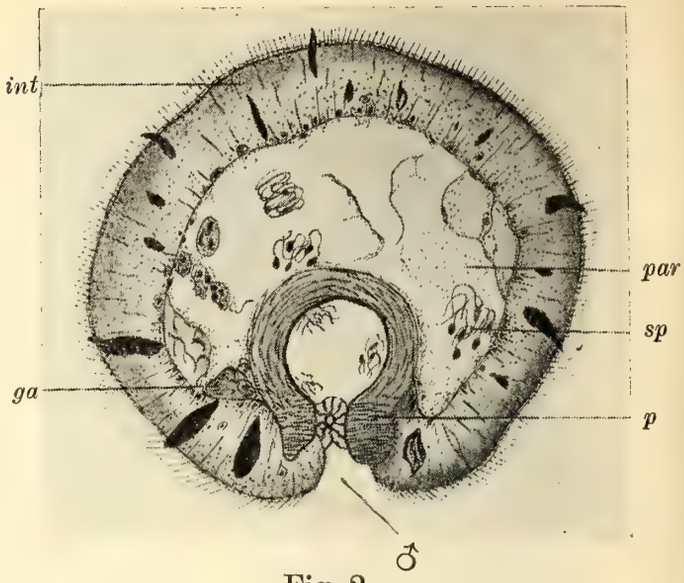



Fig. 2.

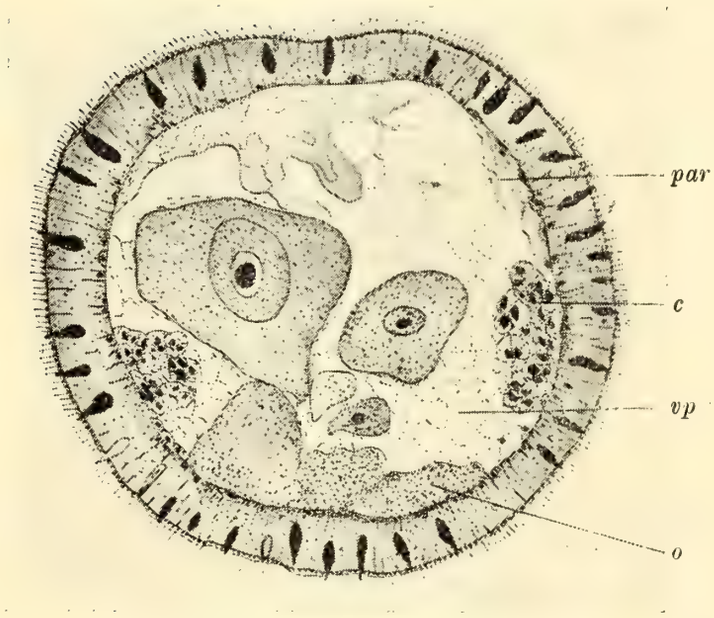



Fig. 3.

Figs. 1—4. *Aphanostoma pulchella.*

Fig. 1. Transverse section through the pharynx (*ph*); *fd*, ingested food; *fg*, frontal gland; *g*, slime gland; *int*, integument; *o*, ova; *t*, testes.

Fig. 2. Transverse section through the copulatory organ (*p*); *ge*, genital glands; *par*, parenchyma; *sp*, spermatozoa.

Fig. 3. Transverse section through the midale of the body: *p*, vacuolated parenchyma.

Fig. 4. Median longitudinal section showing the relative positions of the genital openings: *bs*, bursa seminalis; *m*, mouth. All of these drawings were made with a camera lucida, *x* 250 diam

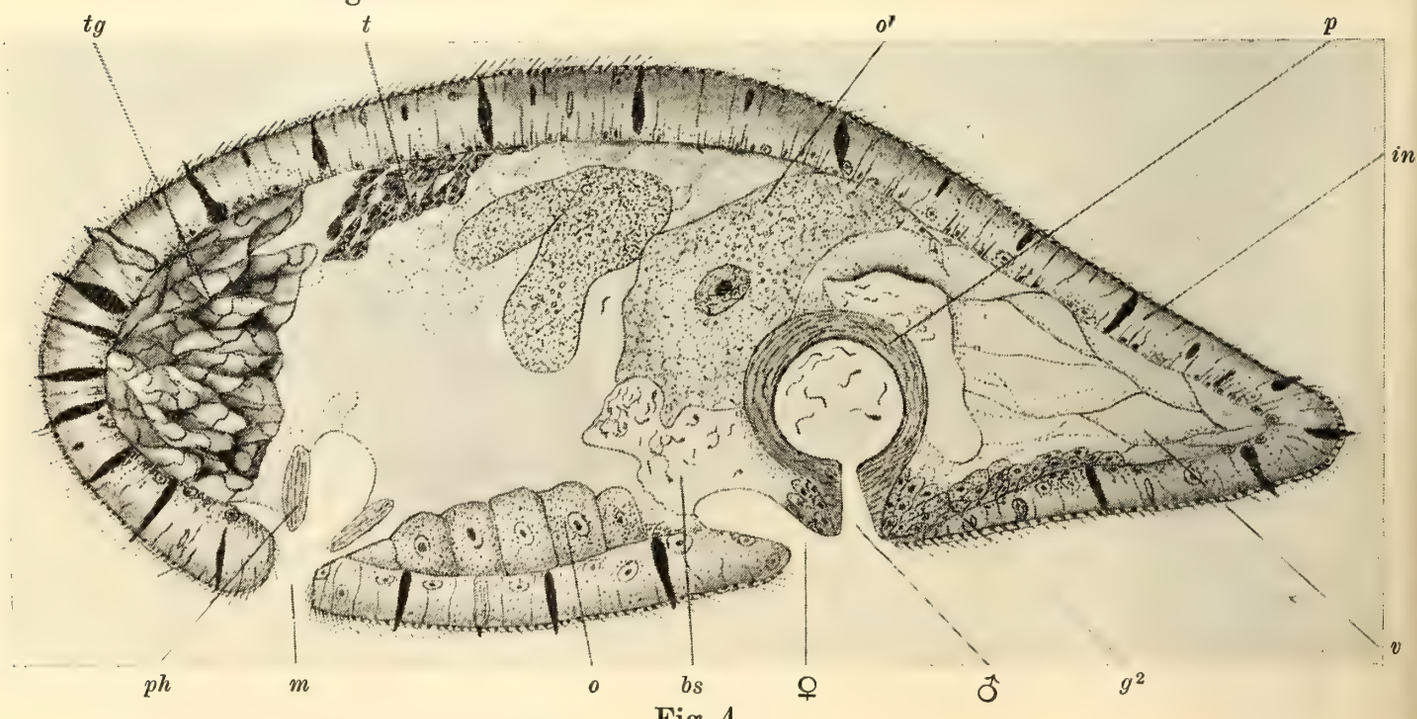



Fig. 4.

*Aphanostoma pulchella* belongs to the later type. It is highly developed and typical in shape (pl. 10, fig. 1). The lobes extend posteriorly to the level of the mouth, and closely surround the brain and statocyst. This gland and the mucous glands of the integument as well as the glandular tissue of the reproductive organs, stain a brilliant blue in DELAFIELD's Haematoyxlin.

The mouth, which is near the anterior end of the body (pl. 10, fig. 1 and text-fig. 4) opens on the ventral surface, posterior to the statocyst. The pharynx consists of a short circular tube with thick muscular walls. In my preparations I have not seen the "superimposed tubes" which PEREYASLAWZEWA described.

The nervous system is composed of a small mass of cells surrounding the statocyst. There are no eyes present. No nerve fibres have been observed.

The parenchyma is loosely aranged with large spaces between the cells giving it a vacuolated appearance (figs. 3 and 4). At the extreme posterior end the cells are large (pl. 10, fig. 1, and text-fig. 4), resembling those in the same region of *Aphanostoma diversicolor.*

The reproductive products ripen in *Aphanostoma pulchella* at different periods, the male organs maturing first, and the female later. For this reason when the eggs are mature the testes and vasa deferentia are small and inconspicuous. When fully developed the follicular testes extend forward on each side as far as the frontal gland (fig. 1, *t*). Their position is dorsal and lateral to the ovaries. The paired vasa deferentia are coiled in loose loops on each side of the copulatory organ. The ripe spermatozoa are frequently observed lying in bunches (fig. 2, *sp*) in the parenchyma. They have large rounded heads, and thread-like tails just as ULJANIN described them in *Nadina pulchella.* The penis, or copulatory organ, is the largest and most conspicuous organ in the body (pl. 10, fig. 1, text-fig. 2 and 4). It opens to the exterior near the beginning of the posterior half. In the living worm, when slightly cempressed dorsoventrally, it resembles a muscular ball with a hole in the center (pl. 10, fig. 1, *p*). In transverse and sagittal sections (figs. 2 and 4, *p*) it is shaped like a stout flask, whose walls are composed of many layers of muscle. These muscles extend into the neck of the flask, and out to the surface. On each side of the orifice the muscular walls are surrounded by masses of glandular tissue. Whether or not the penis is evertible I have been unable to ascertain.

The antrum femininum lies immediately in front of the penis so close to the male genital opening that it might easily be overlooked. It leads

into the thin-walled bursa seminalis (fig. 4, *bs*). The bursa usually contains a few spermatozoa. The ovaries lie on each side of the median line, near the ventral surface (fig. 3). The eggs when ripe grow to such a size that they distend the body. There is no chitinous mouth-piece on the bursa, and as two genital openings are present this worm falls undoubtedly, under the family Convolutidae. If only one genital opening were present it would belong among the Proporidae.

Until the two Black Sea species found by Uljanin and Pereyaslawzewa are re-investigated we must remain uncertain as to their systematic position. The yellow worm described by Uljanin, seems to correspond to *Aphanostoma pulchella* in every respect except the shape of the mouth, which is a minor point, but the color, shape, and much of the structure given by Pereyaslawzewa for *A. pulchella* mihi differ from the Neapolitan form.

### 1. *Monochoerus lineatus* n. sp.

#### a) External appearance.

This worm, which is fairly abundant at Naples, is easily detected when swimming in clear water on account of the two broad white stripes which lie parallel along the dorsal surface, extending from the anterior to the posterior end (pl. 10, fig. 4). When resting or crawling on the seaweed it is more difficult to discern, as the color and markings closely resemble the light and dark shades of the branches (pl. I0, fig. 3). The body when resting measures about 1,5 mm in length, and about 1,0 mm in breadth. When extended in swimming it reaches a length of nearly 2,5 mm, the breadth is at the same time decreased proportionately, as the edges turn in slightly toward the midventral line. The dorsal surface of the body is convex, so that in cross-section (figs. 5 and 7) it appears flattened ventrally, and rounded dorsaly. When swimming and crawling the posterior end tapers to a blunt tail-like point, the anterior end is rounded and slightly constricted at the sides giving the appearance of a head. The greatest diameter of the body is in the region of the bursa seminalis, at the beginning of the posterior one-half. This enlargement is undoubtedly due to the presence of great numbers of ripe eggs at this level (fig. 5). When contracted the worm assumes a polygonal shape (pl. 10, fig. 5) the sides lying parallel, and the anterior and posterior ends becoming rounded.

During the months of February and March, when the investigations were in progress, the ground color of the worms was a light brick-red

which contrasted sharply with the white stripes. These stripes are joined anteriorly by a transverse band, and posteriorly they converge forming a point (pl. 10, fig. 4). In August the color is much lighter, and therefore the stripes are less conspicuous altough still present. The red color is due to pigment cells which are distributed over the surface of the body (pl. 10, fig. 6, *pi*) not in rows as they are in *Anaperus*, and *Monochoerus illardatus*, but irregularly. The red pigment granules are in the eyes, and also in the eggs (pl. 10, figs. 6 and 7).

The movements of *Monochoerus lineatus* are slow; the worm often lying motionless for hours. It swims and crawls, but the characteristic "feeling about" with the anterior end has not been observed. The food consists of small marine animals, usually worms, which are engulfed regardless of size. The mouth is capable of great distension, and often worms of large proportions are found within the parenchyma.

## b) Anatomy.

The body is covered everywhere with a thick coat of cilia of uniform length, but the cilia are not arranged in definite rows as they are in *Aphanostoma pulchella*, and other closely related forms. The thin epithelium consists of a layer of cells whose outline is not easily determined. The large round nuclei are scattered at intervals throughout the tissue (figs. 5, 7 and 8), but distinct cell boundaries were not brought out by the methods of fixing and staining which were employed.

The integument is richly supplied with mucous or slime glands (*g*). Although found all over the surface of the body, these glands are especially abundant at the anterior and posterior ends. These masses replace the frontal and tail glands of other species. The glands in *Monochoerus lineatus* are pear-shaped, opening to the exterior at the narrow end, while the broad end extends into the parenchyma below the epithelium (fig. 5, *g*). In specimens stained with Haematoxylin the glands are plainly visible for they stain a brilliant blue. It is possible to see them in the living worm. As in *Monochoerus illardatus*, there are no rhabdites present.

The musculature is strongly developed. Longitudinal and circular fibres form a layer under the epithelium, and strong dorso-ventral fibres are present in the parenchyma (fig. 8, *cm* and *dvm*). The body shows great power of contraction when stimulated.

The mouth lies in the mid-ventral line about as far from the anterior end as the genital opening is from the posterior end (Fig. 8). There is no well defined pharynx, but the mouth opening is surrounded by muscle cells (*ms*). The space into which the mouth leads is usually filled with

Fig. 5.

Fig. 7.

Fig. 6.

Figs. 5—8. *Monochoerus lineatus.*

Fig. 5. Transverse section through the middle of the body: *bs*, bursa seminalis; *g*, slime glands; *mp*, chitinous mouth-piece; *o*, *o'*, ova; *pt*, parenchyma. 150 diam.

Fig. 6. Two copulating individuals united by their ventral surfaces: *v*, ventral; *d*, dorsal surface. 25 diam.

Fig. 8.

Fig. 7. Transverse section through the region of the male reproductive organs: *ge*, genital glands; *go*, genital orifice; *p*, penis; *vd*, vasa deferentia. 150 diam.

Fig. 8. Median longitudinal section through the entire worm; *aa* and *ap*, anterior and posterior adenodactylus; *br*, brain: *cm*, circular muscles of the body wall; *dvm*, dorso-ventral muslce strands; *fd*, food; *gd*, genital duct; *ms*, muscles surrounding the mouth. 150 diam.

food (*fd*). The parenchyma of *Monochoerus illardatus* contains zoochlorella cells, but that of *Monochoerus lineatus* does not. In other respects the two tissue agree in structure and arrangement.

The structure of the nervous system has not been studied. In the anterior end a large statocyst is surrounded by nerve cells and on each side of the statocyst at the same level with it are the red eyes (pl. 10, fig. 6, *e*).

*Monochoerus linaeatus*, like other Acoela, is hermaphrodite, the male and female sexual organs occurring in the same individual, the former ripening before the latter. Paired testes lie on each side of the body, and extend far forward, almost reaching the level of the statocyst. In the testes which are follicular in structure, the developing spermatozoa can be seen.

The large penis is enclosed in a sheath (fig. 8, *ps*) surrounded by glandular tissue. On each side of the penis are two rudimentary canals (*aa* and *ap*) which no doubt correspond to the "Adenodactylus anterior" and "posterior" of *Monochoerus illardatus*. The penis is evertible, and at the time of copulation it is extruded from the genital opening. Two copulating individuals were found and were killed in order to study from sections, the relation of the copulating organs. Unfortunately during the process of imbedding, the animals were broken apart, and the structures were so much injured that it was impossible to determine the relation of the parts. When the worms copulate they unite by their ventral surfaces (fig. 6), so that the posterior ends overlap, while the anterior ends extend in opposite directions.

Careful investigation of serial sections, both transverse and sagittal, has failed to reveal the presence of a female genital orifice in front of the male opening. There seems to be no direct communication between the bursa seminalis and the exterior. Löhner and Micoletzky (1912) have found in *Monochoerus illardatus*, that a ciliated tube, the vagina, leads from the antrum femininum, and enters the posterior side of the bursa seminalis. No such canal has been found in *Monochoerus lineatus*. Here there is a canal leading from the male genital opening, first in a dorsal direction then toward the anterior, and finally entering a cavity which may be a "Penisblase" such as has been demonstrated in *Monochoerus illardatus*, but which appears to lead directly into the bursa (fig. 8, *gd*). As no other communication between the bursa and the exterior has been found I am inclined to think that the spermatozoa from another worm enter the bursa in this way. If this be true then the opening to the exterior (*go*) should be called the atrium genitale commune.

In what manner the eggs are extruded from the body is still unsettled. It is possible that they are forced out through the mouth, or they may pass between the parenchyma cells through a temporary opening which closes immediately after the eggs are laid. At the time when these worms were collected the eggs were mature, but none were observed in the act of extruding the eggs. It is evident that they are fertilized within the body, for various stages of maturation, fertilization, and the first segmentation spindle (fig. 5, *o'*) have been found in cross-sections of the worms.

The ovaries of *Monochoerus lineatus* consist of two thin-walled sacs, extending along the body from the region of the bursa to the brain. These sacs unite in the middle of the body to form one large sac which when distended, with eggs, occupies the entire region between the mouth and the bursa.

The testes which are follicular, also extend anteriorly to the level of the brain. The vasa deferentia broaden out into large coils in the region of the penis (fig. 7, *vd*).

According to Löhner and Micoletzky, the genus *Monochoerus* is distinguished by the fact that the chitinous mouth-piece opens into the parenchyma, and not to the exterior as it does in *Convoluta*. As shown in the sagittal section in fig. 8, the mouth-piece of *Monochoerus lineatus* opens into the parenchyma at some distance from the ventral surface of the body. In transverse section (fig. 5), it also shows no connection with the exterior.

### c) Relation to other Acoela.

It is evident that *Monochoerus lineatus* and *Monochoerus illardatus* are closely related species. In order to compare them the following tabulation of their chief characteristics has been made.

| | *Monochoerus lineatus* | *Monochoerus illardatus* |
|---|---|---|
| Habitat. | Pelagic, among seaweeds near shore. | Plankton. |
| Length | From 1,5—2,5 mm. | 1,2 mm. |
| Breadth. | From 0,8—1,00 mm. | 0,6 mm. |
| Form. | Cylindrical, anterior end rounded and separated from the body by a slight constriction. Posterior end blunt. When swimming three times as long as broad.<br>Sides turn under slightly. | Cylindrical, rounded at the ends.<br>Sides turn under slightly. |
| Color. | Light brick-red, with two broad bands of white concrement on the dorsal surface. Pigment cells througout the integument. | Dark olive to dull green. Dark brown pigment in the integument. |
| Glands. | Slime glands large, most numerous at anterior and posterior ends.<br>No definite frontal gland.<br>No rhabdites. | Diffuse frontal gland.<br>No rhabdites. |
| Mouth. | Slightly anterior to the center. | Same. |
| Pharynx. | Reduced to few muscles at the mouth opening. | Long and muscular, with glands. |
| Eyes. | Two reddish eyes, one on each side of the statocyst. | No eycs. |
| Statocyst. | Spherical. | *Convoluta* type. |
| Genital openings. | One. | Two, female in front of male. |
| Penis. | Large, with sheath. Two short canals. | Large, with two canals. |
| Bursa. | Chitinous rod straight. Mouth-piece opening into parenchyma. | Chitinous rod straight. Mouth-piece opening into parenchyma. |

In form, color, and general structure *Monochoerus lineatus* follows the *Convoluta* type, but the fact that the chitinous mouth-piece opens into the surrounding parenchyma, instead of leading to the exterior, prevents it from belonging to that genus. If we adopt the classification of the Acoela, made by von Graff (1912) which be bases upon the number of genital openings *Monochoerus lineatus* would fall under the Family Proporidae. The other characteristics make this impossible. Luther (1912) on the other hand, bases his division upon the presence or absence of a bursa seminalis, grouping under the Proporidae those in which

there is no bursa, and under the Convolutidae those possessing this organ. The latter family he subdivides into those with one genital opening (*Otocelis*), and those with one or two genital openings, the female in front of the male. *Monochoerus illardatus* and *Monochoerus lineatus* will then be contained in this last division. I shall therefore identify *Monochoerus lineatus* as an Acoela with a bursa seminalis, one genital opening, the mouth-piece lamellate, and opening into the parenchyma. It is distinguised from *Monochoerus illardatus* not only by its external form and markings, but by the absence of the female genital orifice.

### 3. *Amphiscolops fuligineus*, n. sp.

#### a) External appearance.

As *Amphiscolops fuligineus* so closely resembles the green form *Amphiscolops cinereus*, described by von Graff (1891), I shall limit myself to a brief account of the more important anatomical features, and omit the detailed description of the finer structure. *Amphiscolops fuligineus* is a larger worm than either of those described in the preceeding pages, its size exceeds that of the Neapolitan form of *cinereus*. When the body is extended in swimming the length is more than twice the breadth, but when in a contracted state the worm is almost square in outline. When fully extended the largest worms measured from 2,00 to 3,00 mm in length, and from 0,8 to 1,2 mm in breadth. At rest they assume the characteristic shape indicated in pl. 3, fig. 16. The deep depression between the ear-like projections of *Amphiscolops cinereus* is here replaced by a rounded anterior end, and instead of a tail filament like that found in *Polychoerus caudatus*, there is a knoblike projection on the posterior end. This slight enlargement is due to the terminal position of the large penis. The animal is capable of great variation of form; when swimming it is cylindrical, but when partially contracted the dorsal surface is convex, and the ventral flat. The edges do not turn under ventrally.

The brown color of this worm is its chief distinguishing feature, therefore the specific name *fuligineus*, was selected. This peculiar shade of brown is found in Saccardo's (1894) list of colors. The vivid contrast produced by the brown and white markings is striking, and this sturdy little robber is easily detected when swimming in clear water, but like *Monochoerus lineatus*, it is protected by its resemblance to the seaweeds upon which it is so often found. The anterior end of the body is entirely white, and for this reason the eyes and statocyst are plainly visible. The

white area (pl. 10, fig. 8) extends back for nearly one-fourth of the body length. The brown pigment begins abruptly, forms a transverse band reaching beyond the middle of the body, and gradually fades off into white again. The dorsal surface is distinctly mottled in appearance (pl. 10, fig. 8), but the ventral surface is light with the exception of two large brown patches on each side of a median white area (pl. 10, fig. 9). The margin is flecked with a more or less symmetrical row of brown spots. The brown color is due to the presence of granules immediately under the epithelium while the white areas are caused by the accumulation of the concrement which is so common in the Acoela.

### b) Anatomy.

The body is covered everywhere with a thick coat of fine cilia which are uniform in length and distribution. There is no smooth ventral disc such as that of *Haplodiscus* (1895). The cilia also line the orifices of the body. Small mucus glands open at intervals along the surface (figs. 9 and 12). The muscular system consists of a thick layer of circular and longitudinal fibres under the epithelium. Strong dorso-ventral strands traverse the parenchyma.

The frontal gland fills the anterior end of the body (pl. 10, fig. 10). This organ in *Amphiscolops* resembles the type found in *Proporus venosus*. The various lobes of the gland unite at the anterior end and open on the surface where they form a distinct frontal organ. There are many glandular cells surrounding the reproductive organs. A collection of these accessory glands are shown in fig. 12 where they enclose the female genital opening, and in fig. 9, in the bursa seminalis.

Between the muscle strands the bulk of the body of *Amphiscolops fuligineus* is filled with vacuolated cells with large open spaces between them (figs. 9 and 12). The cells toward the outer wall are more closely packed together. Their nuclei stain deeply and are conspicuous in sections.

The nervous system resembles that of *Amphiscolops cinereus*, and therefore a description of its structure is omitted. The large spherical statocyst (fig. 11) lies near the anterior end of the body, and at the same level are situated the prominent red eyes. The eyes are not mere aggregates of pigment as in *Otocelis rubropunctata*, instead they possess a distinct lens such as occurs in *Proporus venosus*.

The reproductive organs of *Amphiscolops fuligineus* resemble those of *Amphiscolops cinereus* so closely that one description might easily apply to both species. The penis is situated at the extreme posterior end of

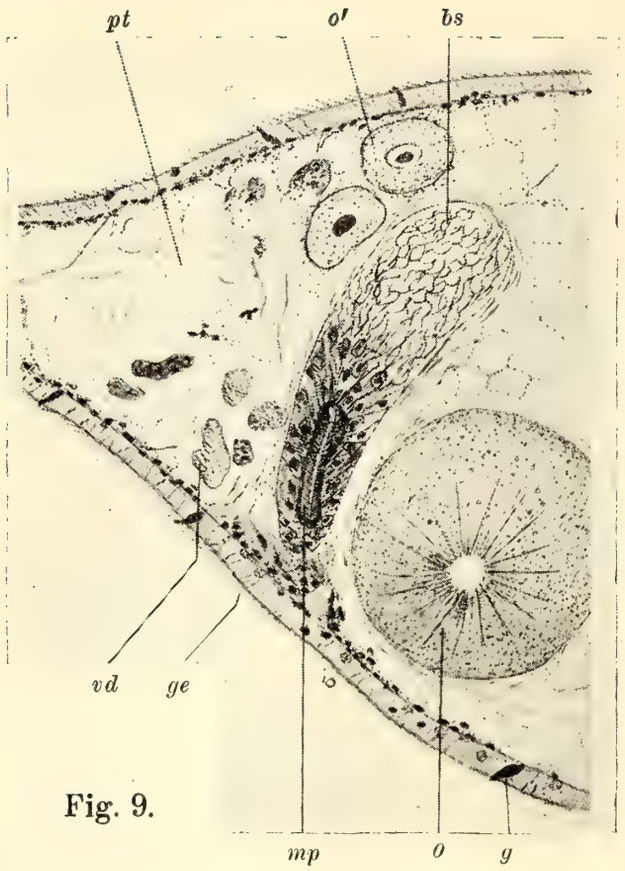



Fig. 9.

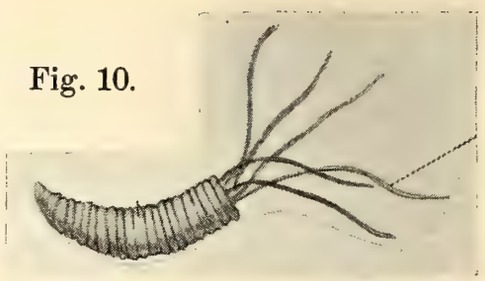


Fig. 10.

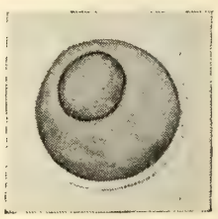


Fig. 11.

Figs. 9–12. *Amphiscolops fuligineus.*

Fig. 9. Longitudinal section on one side of the median line: *bs*, bursa seminalis; *g*, slime glands; *ge*, genital glands; *mp*, mouth-piece; *o*, *o'*, ova; *pt*, parenchyma; *vd*, vasa deferentia; 250 diam.

Fig. 10. Chitinous mouth-piece with spermatozoa protruding from the basal end; 400 diam.

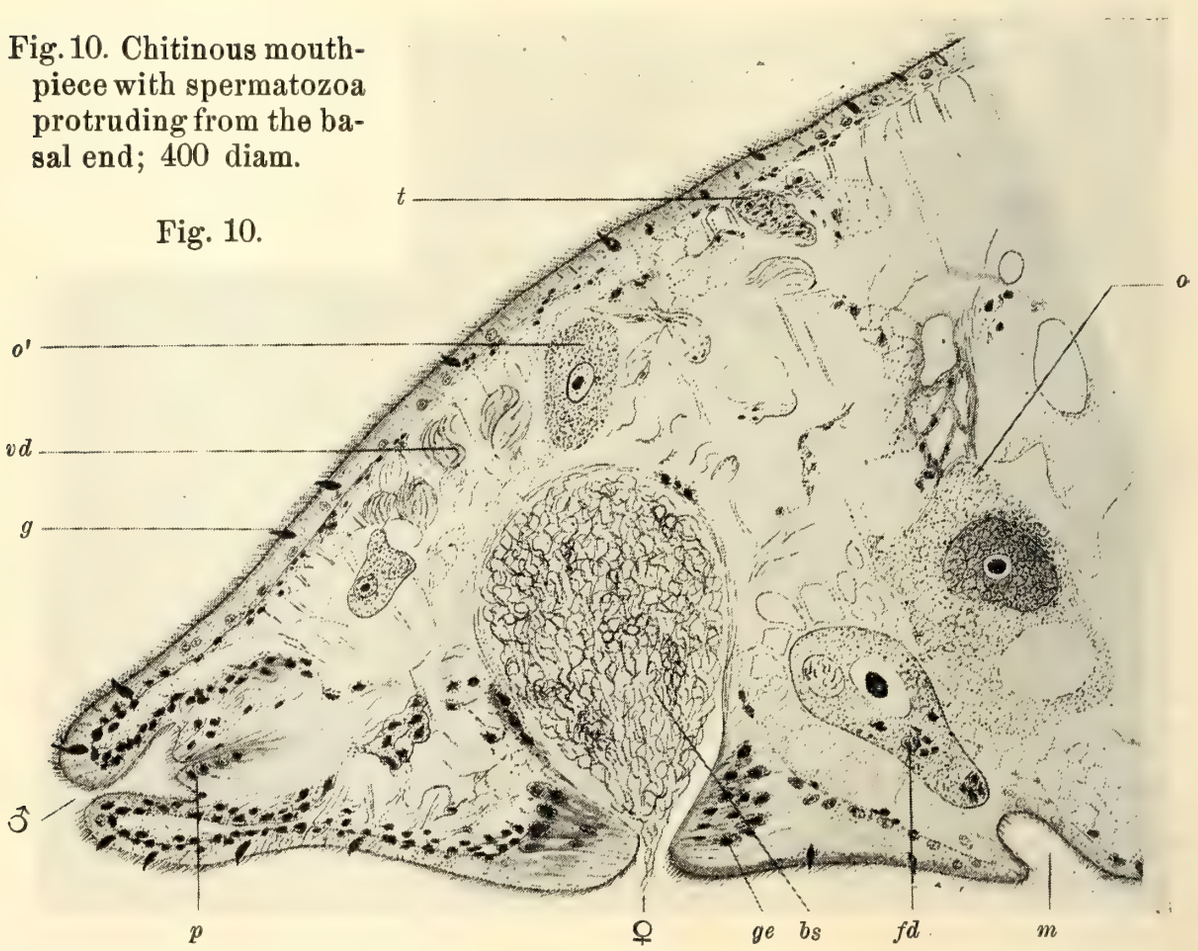



Fig. 11. Statocyst, 400 diam.

Fig. 12. Median longitudinal section through the posterior end of the worm: *fd*, food; *m*, mouth; *p*, penis; *t*, testes; 250 diam.

the body. It is surrounded by much accessory glandular tissue and opens not directly to the exterior but into a depression formed by the extension of the body wall to form a sheath (fig. 12, *p*). The follicular testes lie in the usual position, dorsal to the ovaries. The vasa deferentia form heavy coils on each side, and finally lead through a bladder-like cavity, into the penis (pl. 10, fig. 10). Unfortunately the process of copulation was not observed in these worms, and therefore it is impossible to determine exactly how the spermatozoa enter the bursa seminalis. There is certainly no duct leading from the region of the penis.

The large bursa is situated immediately behind the mouth (pl 10, fig. 10). It possesses two curved chitinous mouth-pieces. These mouth-pieces are lamellate in structure (figs. 9 and 10). They lie close to the sides of the bursa, with their openings directed toward the ventral side. In his description of *Amphiscolops cinereus* von Graff (1891) represents the three openings of the bursa lying close together, the central one for the reception of the spermatozoa, the two lateral ones for the mouth-pieces. I have not been able to see the actual opening, but I conclude it is present in *Amphiscolops fuligineus*, because the spermatozoa were frequently seen protruding from the bursa in that region. There is a definite antrum femininum surrounded by accessory glands. In fig. 9 the glandular structure of the bursa itself can be seen. The main cavity is usually filled with tangled balls of spermatozoa.

### c) Relation to other Acoela.

The systematic position of *Amphiscolops fuligineus* is easily determined, for it possesses a bursa seminalis and there are two genital openings present. It therefore belongs to the Family Convolutidae, and to the genus *Amphiscolops* because of the presence of two chitinous mouth-pieces, and the absence of a tail filament. Löhner has recently (1913) published a brief statement in regard to the position of the genus *Amphiscolops*. He includes in this genus Convolutidae with two or more chitinous mouth-pieces opening into the antrum femininum. Under the genus *Polychoerus* he puts those with two or more mouth-pieces opening into the body parenchyma; thus he finds the same essential point of difference between these two genera as exist between *Convoluta* and *Monochoerus*.

## C. Conclusion.

Within the last ten years several new genera have been discovered among the Acoela and now at least twelve have been identified and described two of these, *Childia* and *Anaperus*, were found by von Graff (1912) on the eastern coast of the United States, *Rimicola* was discovered by Böhmig (1908) on one of the Belgian expeditions, and *Monochoerus* by Löhner and Micoletzky (1911) in the Adriatic. The following classification by von Graff (1912) is given here for the sake of comparison with one made by Luther (1912) later in the same year.

The classification of the Acoela, by von Graff (1912).

I. Acoela with a single genital opening.

Family 1. Proporidae.

A. Proporidae without bursa seminalis.

aa) Definite chitinous mouth-pieces wanting.

a) Penis simple.

1. Pharynx a long tube, body elongated.

Genus 1. *Proporus.*

2. Pharynx wanting, or short, body shield-shaped.

Genus 2. *Haplodiscus.*

b) Penis paired.

Genus 3. *Childia.*

bb) Several chitinous mouth-pieces present.

Genus 4. *Anaperus.*

B. Proporidae with bursa seminalis, and a mouth-piece.

Genus 5. *Otocelis.*

I. Acoela with two genital openings, and a bursa seminalis.

Family 2. Convolutidae.

A. Chitinous mouth-piece wanting

Genus 6. *Aphanostoma.*

B. Chitinous mouth-piece present.

a) With one mouth-piece.

1. Mouth-piece opening into antrum femininum.

Genus 7. *Convoluta.*

2. Mouth-piece opening into the parenchyma.

Genus 8. *Monochoerus.*

b) With two or more mouth-pieces.

1. Two mouth-pieces, no tail filament.

Genus 9. *Amphiscolops.*

With many (—50) mouth-pieces, tail filament present.

Genus 10. *Polychoerus.*

The classification of the Acoela by Luther (1912).

I. Acoela without bursa seminalis.

Family I. Proporidae.

A. Pharynx a long tube.

Genus 1. *Proporus.*

B. Pharynx wanting, or short.

a) Penis paired.

Genus 2. *Childia.*

b) Penis single.

aa. Body shield-shaped.

Genus 3. *Haplodiscus.*

bb. Body cylindral.

Genus 4. *Rimicola.*

II. Acoela with bursa seminalis.

Family II. Convolutidae.

A. With one genital opening, duct of female posterior to male.

Genus 5. *Otocelis.*

B. With one or two genital openings, female in front of male.

a) Mouth-piece a soft tube or wanting.

Genus 6. *Aphanostoma.*

b) Mouth-piece lamellate.

aa) With one mouth-piece.

1. Bursa opening into antrum femininum.

Genus 7. *Convoluta.*

2. Bursa opening into parenchyma.

Genus 8. *Monochoerus.*

bb) With two or more mouth-pieces.

1. With one genital opening.

a) Bursa single.

Genus 9. *Palmenia.*

b) Bursa composed of many sacs.

Genus 10. *Anaperus.*

2. With two genital openings.

a) Mouth-piece 2—14 parts, no tail filament.

Genus 11. *Amphiscolops.*

b) Mouth-piece many (—50) parts, with filament.

Genus 12. *Polychoerus.*

It can be readily seen by comparing these two tables that *Convoluta* and *Monochoerus* are very closely related, the distinction resting upon the position of the opening of the chitinous mouth-piece. Further study of the species now included under the genus *Convoluta* may result in changing their position.

As our knowledge of the Acoela increases it seems probable that the classification based upon the presence or absence of a bursa seminalis will prove more satisfactory than one based upon the number of genital openings.

In conclusion, I wish to express my grateful appreciation of the kindness shown me by the members of the staff at the Zoological Station in Naples. My thanks are especially due to Dr. Cerruti, for his untiring efforts to secure the material that I desired. I am glad also to have this opportunity to thank the Naples Association for again allowing me to use the American Woman's Table; and Prof. F. Doflein for the permission to continue my investigations in his laboratory, while spending the summer in Freiburg. Lastly it is fitting to mention the Boston Branch of the Association of Collegiate Alumnae whose fellowship I held while engaged in this and other investigations.

Bryn Mawr, Pa., June 10th, 1914.

---

## Literature.

1895. Böhmig, L., Die Turbellaria Acoela der Plankton-Exp. in: Ergebn. Plankton-Exp. Bd. 2.
1908. — Turbellaria in: Rés. Belgica z. Anvers.
1906. Brinkmann, Aug., Studier over Danmarks Rhabdocoele og Acoete Turbellarier. in: Vidensk. Meddel. Nat. Foren. Kjobenhaven.
1874. Graff, L. von, Zur Kenntnis der Turbellarien. in: Zeit. f. Wiss. Z. Bd. 24.
1891. — — Die Organisation der Tubellaria Acoela. Mit einem Anhange von G. Haberlandt. Leipzig.
1904. — — Marine Tubellarien Oratovas und der Küsten Europas. Zeit. Wiss. Z. 78. Bd.
1905. — — Turbellaria Acoela. in: Tierreich. 23. Lief.
1905. — — Turbellaria. Erste Unterklasse, Acoela. in: Bronn's Klass. Ord. 4. Bd.
1912. — — Acoela, Rhabdocoela und Alloeocoela des Ostens der Vereinigten Staaten von Nordamerika. in: Zeit. Wiss. Z. 99. Bd.

1910. Löhner, L., Untersuchungen über *Polychoerus caudatus* Mark. ibid. 95. Bd.
1913. — — Über die systematische Stellung der heute im Genus *Amphiscolops* vereinigten Arten. in: Z. Anz. 43. Bd.
1911. Löhner, L., und H. Micoletzky, *Convoluta pelagica* n. sp. und *Monochoerus illardatus* n. g. n. sp. zwei neur Plankton-Acoela der Adria. ibid. 37. Bd.
1911. — — und — — Über zwei neue pelagische Acölen des Golfes von Triest. in: Zeit. Wiss. Z. 98. Bd.
1912. Luther, Alex., Studien über acöle Turbellarien aus dem Finnischen Meerbusen. in: Acta Soc. Fauna Flora Fennica. 36. Bd.
1913. Peebles, F., One Some acoelous Flatworms from the Gulf of Naples. in: Zool. Anz. 43. Bd.
1892. Pereyaslawzewa, S., Monographie des Turbellaries de la Mer noire. in: Nachr. Neuruss. Naturf. Ges. Odessa. 17. Bd.
1894. Saccardo, P. A., Chromotaxia seu nomenclator Colorum. Patavia.
1869. Uljanin, W., Turbellarien der Bucht von Sewastopol. in: Arb. 2. Vers. Russ. Naturf. Moskau.

# Explanation of Figures.

## Plate 10.

Figures 1—2. *Aphanostoma pulchella.*

Fig. 1. Living worm, slightly compressed. *bs*, bursa seminalis; *c*, cilia; *f*, oil globules; *fg*, frontal gland; *m*, mouth; *o*, ovum; *p*, copulatory organ; *s*, statocyst; *v*, vacuolated tail cells; *vd*, vasa deferentia. 120 diam.

Fig. 2. Sketch of living worm, showing form when swimming. 30 diam.

Figures 3—7. *Monochoerus lineatus.*

Fig. 3. Branch of seaweed upon which three worms are resting. About twice the natural size.

Fig. 4. Dorsal view of worm showing form when swimming. 25 diam.

Fig. 5. Dorsal view of animal when contracted. Same magnification.

Fig. 6. Living worm, slightly compressed under cover-glass. *bs*, bursa seminalis; *e*, eye; *m*, mouth; *mp*, chitinous mouth-piece; *o*, ovum; *p*, penis; *pi*, pigment; *s*, statocyst; *vd*, vasa deferentia. 35 diam.

Fig. 7. Mature egg showing pigment granules. 150 diam.

Figures 8—10. *Amphiscolops fuligineus.*

Fig. 8. Sketch of dorsal surface. Animal partially contracted. 15 diam.

Fig. 9. Ventral view of same worm.

Fig. 10. Sketch of living worm, compressed under the cover-glass. *bs*, bursa seminalis; *c*, cilia; *e*, eye; *fd*, food; *fg*, frontal gland; *m*, mouth; *mp*, mouth-piece; *o*, ovum *p*, penis; *s*, statocyst; *vd*, vasa deferentia. 50 diam.

# Neue Lagerkataloge

von

**R. Friedländer & Sohn in Berlin NW. 6.**

No.

489. Evertebrata I. Vermes. 54 S. mit 2350 Büchertiteln.

490. „ II. Echinoderma. Coelenterata. Polypi et Medusae. 46 S. mit 1850 Büchertiteln.

491. „ III. Spongiae. Sporozoa et Protozoa. Scripta miscellanea. Plankton. 62 S. mit 2200 Büchertiteln.

Zusendung kostenlos.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

22. Band, Nr. 10.

**C. Zimmer,** Zur Kenntnis der Schizopodenfauna Neapels.

pag. 313—327. Mit 27 Figuren im Text.

Smithsonian Institution
National Museum

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1915.

*Ausgegeben den 7. April 1915.*

# Zur Kenntnis der Schizopodenfauna Neapels.

Von

**C. Zimmer** (München).

Mit 27 Textfiguren.

Bei einem Studienaufenthalt in Neapel nahm ich die Gelegenheit wahr, dort u. a. Schizopoden zu sammeln. Weitere Krebse der gleichen Gruppe wurden mir von der Station zur Bestimmung zugesandt. Die Prüfung dieses Materials ergab bei einer Anzahl von Arten Bemerkenswertes, über das ich im folgenden berichten will.

*Euphausia hemigibba* H. J. Hansen.

Die pazifische *Euphausia gibba* G. O. Sars kommt im Atlantischen Ozean nicht vor, so daß auch im Mittelmeer nicht auf sie zu rechnen war. Wohl aber war auf die beiden atlantischen durch Hansen von *gibba* abgetrennten Arten *hemigibba* (die Tattersall[1]) bereits für Neapel nachgewiesen) und *paragibba* zu achten. Von *hemigibba* waren sehr zahlreiche Exemplare vorhanden, doch fand sich kein einziges Stück von *paragibba* unter ihnen.

*Nematoscelis atlantica* H. J. Hansen. (Fig. 1—3.)

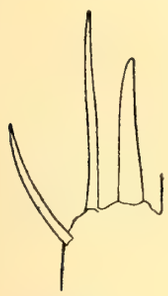


Fig. 1.

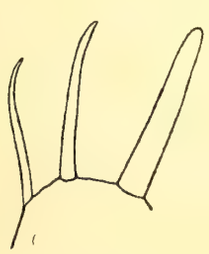


Fig. 2.

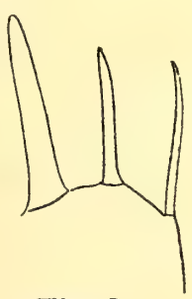


Fig. 3.

Fig. 1—3. *Nematoscelis atlantica* ♂. Verschiedene Ausbildung der Processus am Innenlobus des Copulationsorgans. Vergr. etwa 105 mal.

Sehr zahlreiche Exemplare dieser Art lagen mir vor, doch befand sich

[1]) W. M. Tattersall, The Schizopoda collected by the Maia and Puritan in the Mediterranean, in: Mitteil. Zool. Station Neapel. vol. 19. 1909. p. 117—143. tb. 7.

kein einziges Stück von *Nematoscelis microps* G. O. Sars unter ihnen, die sonst gelegentlich vergesellschaftet mit ihr vorkommt.

Die beiden Arten, die sich außerordentlich nahe stehen, unterscheiden sich einmal durch die Augengröße und dann durch den Bau des männlichen Copulationsorganes. Nach Hansen[1]) ist bei *atlantica* der Processus proximalis höchstens so lang oder noch etwas kürzer als der Processus terminalis, der beträchtlich den Processus spiniformis überragt, während bei *microps* der Processus proximalis dick und beträchtlich länger ist wie der Processus terminalis, der wieder kürzer als der Processus spiniformis ist. Nun kommt aber eine Schwierigkeit dadurch hinzu, daß bei noch nicht ganz geschlechtsreifen *microps* eine ganz ähnliche Ausbildung der Processus sich findet, wie bei erwachsenen *atlantica*. Nach Hansen[2]) ist bei solchen jugendlichen Männchen der Unterschied in der Länge von Processus proximalis und terminalis nur gering, »thus in this respect only it is but slightly different from the feature found in *N. atlantica* H. J. H. (In the latter species, however, the terminal process overreaches considerably the spine-shaped process, which is not the case in the immature *N. microps*)« Fig. 1 würde also genau mit den Hansenschen Angaben übereinstimmen. Bei Fig. 2 könnte man schon im Zweifel sein und Fig. 3 müßte man ganz entschieden für eine junge *N. microps* ansprechen. Dabei waren aber alle die Exemplare, von denen die Zeichnungen genommen wurden, geschlechtsreife Tiere und unterschieden sich weder in der Augengröße noch in sonst einem Merkmal von den unzweifelhaften *N. atlantica*. Es ergibt sich allgemein, daß die relative Länge der Processus doch beim erwachsenen Männchen von *atlantica* etwas variabel ist, und daß man zur Bestimmung immer noch das Merkmal der Augengröße sehr stark mit in Rücksicht ziehen muß.

*Stylocheiron maximum* H. J. Hansen.

Diese schöne große Form war bisher aus dem Mittelmeer nicht bekannt. Ich habe Exemplare aus dem Golf von Neapel (ohne nähere Fundortsangabe), aus den Gewässern südlich von Capri (1000 m Leine über 1000 m Tiefe, 3. 7. 1912) und südlich von Ischia (1000 m Leine über 800 m Tiefe, 8. 1912).

*Stylocheiron longicorne* G. O. Sars.

Fundorte: Neapel, 500 m. Gewässer südlich von Ischia, 1000 m Leine über 800 m Tiefe, 8. 1912).

---

[1]) H. J. Hansen, The Schizopoda of the Sibogaexpedition, Siboga-Exp. Nr. 37, 1910.

[2]) H. J. Hansen, Schizopoda (Albatross). in: Mem. Mus. Comp. Zool. vol. 35, Nr. 4. 1912.

Sars erwähnt im Challengerbericht ein Exemplar von Messina. Im übrigen war die Art bisher aus dem Mittelmeer nicht notiert.

*Lophogaster typicus* M. Sars.

Die Art ist aus der Neapeler Gegend nur in je einem Stück von der »Maia« und dem »Puritan« bekannt. Es liegen mir eine ganze Anzahl von Exemplaren aus Amontatura (14. 3. 1912), Pozzuoli (12, 1912) und aus dem Golf (ohne Fundortangabe (1000 m, 4. 5. 1912) vor. Sonst ist sie aus dem Mittelmeer von Messina bekannt.

Tattersall führt an (a. a. O.), daß die Weibchen nur auf den Abdominalsegmenten Sternaldornen besitzen, nicht aber auf den Thoracalsegmenten 2—7. Für ein Weibchen mit Jungen in der Bruttasche kann ich das bestätigen. Dagegen besaß ein Weibchen, bei dem das Marsupium zwar noch nicht ganz ausgebildet, aber in seiner Entwicklung schon recht vorgeschritten war, wohlentwickelte Dornen auf den genannten Segmenten.

*Boreomysis megalops* G. O. Sars.

Diese bisher nur von der norwegischen und irischen Küste bekannte Art fand sich im Golf von Neapel (25. 3. 1912, Grundnetz).

*Siriella armata* Milne Edwards.

Diese aus dem Mittelmeer nur von Goletta bekannte Art konnte ich während meines Aufenthaltes in einigen Exemplaren aus dem Golf prüfen.

*Siriella clausi* G. O. Sars. (Fig. 4).

*Siriella jaltensis* Czerniawski. (Fig. 5).

*Siriella norvegica* G. O. Sars. (Fig. 6).

Von den drei erwähnten Arten waren die beiden ersten zwar von verschiedenen Stellen des Mittelmeeres, noch nicht aber aus der Neapeler Gegend bekannt. Die dritte Art, vordem überhaupt nicht im Mittelmeere gefunden, führt Tattersall mit einem ? für Neapel an. Sie liegt mir in einer ganzen Anzahl von Exemplaren vor aus Pozzuoli (nachts, Plankton 8. 1912), Amontatura und aus dem Golf (ohne Fundort 100 m, 4. 5. 1912).

Die drei Arten stehen sich zwar sehr nahe, sind aber doch ohne viel Schwierigkeiten voneinander zu trennen. Die Unterschiede stellen sich folgendermaßen:

Größe: *clausi* wird etwa 10 mm groß, *jaltensis* 15 mm. Für *norvegica* wird die Größe bis 19 mm angegeben, doch habe ich nur Exemplare

bis zur Größe von 15 mm gesehen. Da gerade die *Siriella*arten schon lange bevor sie ausgewachsen sind, fortpflanzungsfähig werden, so kommen geschlechtsreife Formen aller drei Arten von derselben Größe, 10 mm oder noch geringer, vor.

Uropoden: Der Außenast ist schlank bei *jaltensis*, weniger schlank bei den beiden anderen Arten. Das abgegliederte Stück des Außenastes ist bei *jaltensis* länger als bei den beiden anderen. Doch ist dieser Unterschied bei kleinen Exemplaren von *jaltensis* und großen von *clausi* geringer, so daß man hier bei der Bestimmung vorsichtig sein muß. Die Zahl der Dornen am Außenrande des Außenastes beträgt bei *clausi* 8—12, bei *jaltensis* 9—15 und bei *norvegica* 16—23. Die Größe der

Fig. 4.

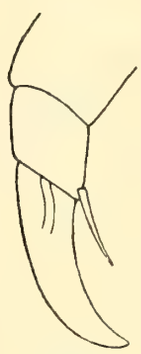


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 4—6. *Siriella*, Klaue des letzten Cormopoden. Fig. 4. *S. clausi* ♀. Vergr. etwa 155 mal. Fig. 5. *S. jaltensis* ♀. Vergr. etwa 45 mal. Fig. 6. *S. norvegica* ♀. Vergr. etwa 45 mal.

Dornen am Innenrande des inneren Uropodenastes ist gleichmäßig bei *jaltensis*, ungleichmäßig bei den beiden anderen, bei denen kleinere Dornen zwischen den größeren stehen. Doch ist dies Merkmal nicht ganz konstant. Bei *clausi* ist die Differenz überhaupt nicht beträchtlich und beschränkt sich darauf, daß im distalen Teile einige kleinere Dornen zwischen den größeren stehen. Bei *norvegica* ist die Dornengröße im großen ganzen recht verschieden und die Zahl der kleinen Dornen zwischen den großen ist augenfälliger, aber es kommen auch Exemplare vor, bei denen nur ganz vereinzelte kleinere Dornen den großen untermischt sind. Das findet sich aber auch bei einzelnen Exemplaren von *jaltensis*, bei denen sonst fast immer die Dornengröße gleichmäßig ist. Also auch bei diesem Merkmal ist eine gewisse Vorsicht zu gebrauchen.

Telson: Die drei kleinen Zähnchen am Hinterende sind unter einander gleich groß bei *clausi*, während bei den beiden anderen Arten der

Mittelzahn die Seitenzähne beträchtlich an Größe übertrifft. Dieses Merkmal ist, soweit ich es an zahlreichen Exmplaren prüfen konnte, konstant. Ich fand nur ein Exemplar von *jaltensis*, bei dem die Zähnchen gleichgroß waren, doch verriet dieses Stück schon durch den ganzen Anblick, daß das Telson, vielleicht infolge ungenügender Regeneration, nicht normal war.

Füße. Das beste Merkmal ist der schlankere oder weniger schlanke Bau der Füße. Sie sind am schlanksten bei *norvegica*, weniger schlank bei *clausi* und am kräftigsten bei *jaltensis*. Das spricht sich nicht allein in den Füßen selber aus, sondern auch sehr deutlich in den Endklauen, von denen ich in Fig. 4—6 Skizzen, unter Weglassung des dichten Borstenbesatzes am Ende des Tarsus gebe. Es wurde der letzte Fuß gewählt. Prüft man die Klauen, so ist es ein Ding der Unmöglichkeit *jaltensis* und *norvegica* miteinander zu verwechseln. Und ist man etwa im Zweifel, ob man es mit *clausi* oder einer Nachbarart zu tun hat, so gibt eine Prüfung der Zähnchengröße am Telsonende sofort Sicherheit.

*Gastrosaccus normani* G. O. Sars.

Es wird stets angegeben, daß bei dieser Art die nach vorn gerichteten Anhänge am Hinterrande des Carapax, wie sie bei *G. sanctus* v. Bened. vorkommen, fehlen. Unter meinen Exemplaren finde ich aber zahlreiche Stücke, bei denen diese Anhänge in allen Graden der Ausbildung vorhanden sind, bis zu solchen, die dem *Gastrosaccus sanctus* darin in nichts nachgeben.

*Erythrops elegans* G. O. Sars.

Zwei männliche Exemplare sind vorhanden. Sie stammen von Pozzuoli (25. 3. 1912, nachts, Plankton). Die Augen tragen eine wohlentwickelte Augenpapille auf der Oberseite. Nach der Sarsschen Originalbeschreibung soll dieser Art, ebenso, wie der *E. erythrophthalma* Goes eine Zähnelung am Innenrande des inneren Uropodenastes fehlen. Tattersall (a. a. O.) konstatiert jedoch, daß eine solche auch hier vorhanden ist. Bei den vorliegenden beiden Männchen finde ich sie ebenfalls. Es stehen jedoch die Zähnchen nicht so dicht zusammen, wie bei *E. serrata* G. O. Sars.

*Erythrops sp.* (Fig. 7, 8).

Von einer zweiten Art der Gattung sind eine Anzahl Exemplare vorhanden, die von Amontatura stammen (25. 3. 1912, Grundnetz). Sie stehen der *Erythrops erythrophthalma* Goes sehr nahe, unterscheiden sich aber in folgenden Punkten: Die Größe ist geringer, sie beträgt nur

wenig über 7 mm. Die Antennenschuppe (Fig. 7) ist etwas schlanker, die Zahl der Borsten an ihrem Innen- und Endrand beträgt nur 21—25, ist also geringer und der Endlappen ragt weniger weit vor. Der zweite Cormopod ist etwas schlanker. Am Innenrande des Uropodeninnenastes stehen unterhalb der Borsten keine Dornen. Von solchen gibt die Sarssche Beschreibung von *Erythrophthalma* zwar auch nichts an, wohl aber sind sie in seiner Zeichnung vorhanden.

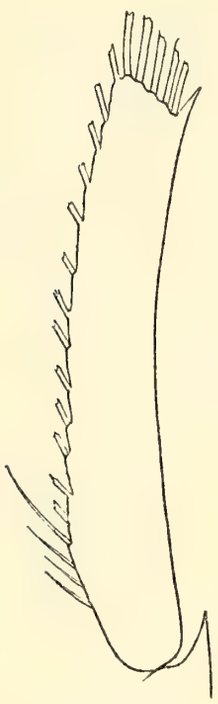


Fig. 7.

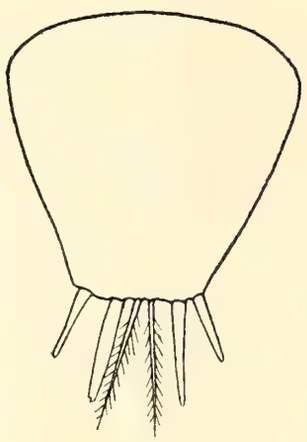


Fig. 8.

Fig. 7, 8. *Erythrops* spec.
Fig. 7. Antennenschuppe. Vergr. etwa 68 mal.
Fig. 8. Telson des ♀. Vergr. etwa 68 mal.

Ich wage nicht zu entscheiden, ob wir es hier nur mit einer etwas abweichenden südlichen Varietät oder mit einer neuen Art zu tun haben, einmal weil mir Vergleichsmaterial von *E. erythrophthalma* fehlt und dann weil sämtliche vorhandene Exemplare der Füße entbehren.

Auch bei dieser Art ist eine wohlentwickelte Augenpapille vorhanden, die wahrscheinlich keiner Spezies der Gattung fehlt.

### *Hypererythrops* sp.

Ein stark defektes Männchen einer neuen Art dieser Gattung stammt von Amontatura. Von *serriventris* H. u. T. unterscheidet es sich durch die Ausbildung des Carapaxvorderrandes. Dieser ist über jedem Auge in einen Zahn ausgezogen, in der Mitte aber ausgeschnitten. Sternalzähne sind an den Thoracalsegmenten vorhanden, fehlen aber an den Abdominalsegmenten. Das Auge hat auf der Oberseite eine kleine Augenpapille. Im übrigen läßt sich das defekte Tier nicht weiter beschreiben.

### *Euchaetomera glyphidophthalmica* Illig?

Ein Exemplar aus dem Golf (ohne näheren Fundort), ein junges Weibchen rechne ich hierher, allerdings mit einigen Bedenken. Von erwachsenen Exemplaren, die ich nach dem Material der deutschen Südpolarexpedition vergleichen konnte, unterscheidet sich das Stück in folgendem: Der untere Augenteil ist nicht so stark seitlich vorgewölbt und etwas weiter vom oberen Teile entfernt, wodurch das Auge etwas

schlanker erscheint. Auch ist die Antennenschuppe etwas schlanker. Dadurch kommt eine gewisse Annäherung an *E. tenuis* G. O. Sars zustande, von der sie sich aber durch den Besitz eines Rostrums unterscheidet.

*Leptomysis gracilis* G. O. Sars.

Die Art ist bisher aus dem Mittelmeere noch nicht erwähnt. Es liegen mir aber zahlreiche Exemplare von verschiedenen Fundorten der Neapeler Gegend vor. Somit dürften die von Tattersall (a. a. O.) als *Leptomysis* sp.? bezeichneten Exemplare auch hierher gehören, wie es dieser Autor vermutet.

*Leptomysis mediterranea* G. O. Sars.

Diese im Mittelmeer verbreitete, bisher aber nicht für Neapel nachgewiesene Art, ist hier nach den zahlreichen vorhandenen Exemplaren zu urteilen, gemein.

*Leptomysis apiops* G. O. Sars (Fig. 9).

Diese seit der Originalbeschreibung nicht mehr erwähnte Art liegt mir in einer Anzahl von Exemplaren aus Pozzuoli (8, 1912; nachts, Plankton) vor. Sie stimmt ganz mit der Beschreibung und den Abbildungen von Sars überein, nur macht das Auge eine bemerkenswerte Ausnahme (Fig. 9). Hier zeigt es sich, daß eine Anzahl von Facettengliedern verlängert sind. Diese Glieder bilden eine nach hinten oben gerichtete Partie, die in der Richtung senkrecht zum Rande eine Ausdehnung von etwa 5 Facetten hat und dann durch einige Übergangsglieder in den normal facettierten Teil übergeht, während sie sich in der Richtung parallel zum Rande nur über drei Facettenreihen erstreckt und hier nicht durch Übergänge mit dem normal facettierten Teile verbunden ist.

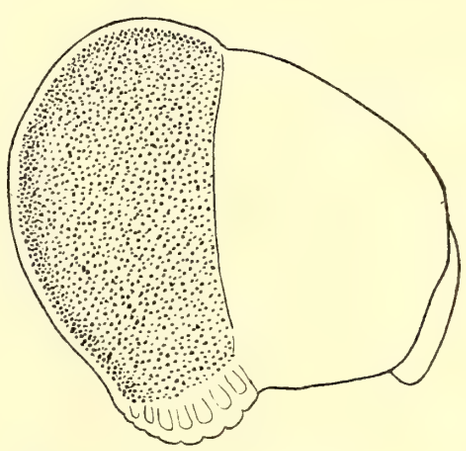


Fig. 9. *Leptomysis apiops*, Auge Ansicht schräg von oben. Vergr. etwa 68 mal.

Da alle vorhandenen Exemplare Männchen waren, erscheint es mir nicht ausgeschlossen, daß wir es hier mit einem Sexualdimorphismus zu tun haben. Es wäre sonst wohl auch einem Forscher wie Sars, der vielleicht eine Anzahl von Weibchen und nur einzelne Männchen zur Verfügung hatte, diese auffallende Erscheinung nicht entgangen.

*Leptomysis megalops* n. sp. (Fig. 10—17).

Es sind zahlreiche Exemplare von Amontatura und im Golf von Neapel (25. 3. 1912, Grundnetz) vorhanden.

## Beschreibung des Weibchens.

Der Körper ist ziemlich schlank. Der Carapax läßt hinten in der Mitte das letzte und fast das ganze vorletzte Thoracalsegment frei. Vorn (Fig. 10) ist er in eine dreieckige spitze Stirnplatte ausgezogen, die etwa bis zur halben Länge des ersten Stammgliedes der oberen Antenne reicht. Die vorderen Seitenecken sind scharfwinkelig, aber nicht besonders vorgezogen. Das letzte Abdominalsegment ist deutlich länger als das

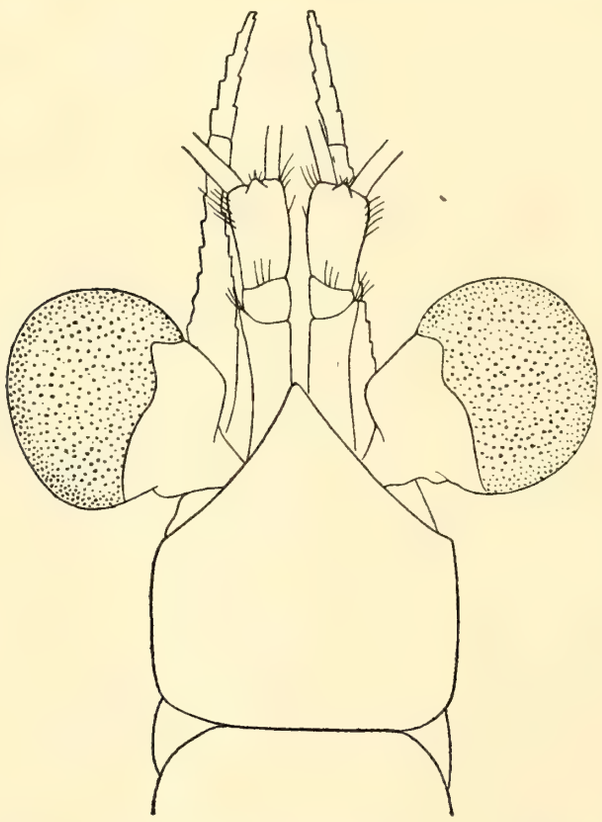


Fig. 10. *Leptomysis megalops* ♂. Vorderkörper von oben. Vergr. etwa 21 mal.

Fig. 11. *Leptomysis megalops* ♀. 1. Antenne. Vergr. etwa 38 mal.

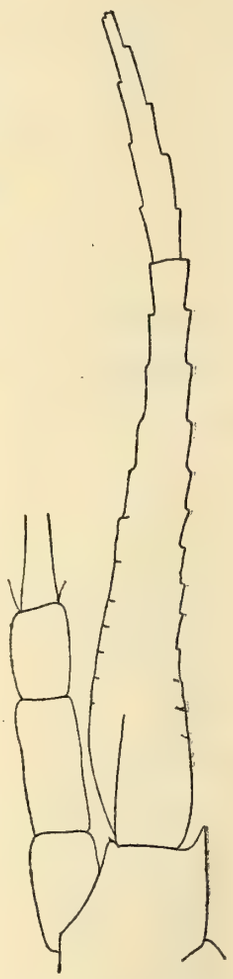


Fig. 12. *Leptomysis megalops* ♀. 2. Antenne. Vergr. etwa 38 mal.

vorletzte, aber beträchtlich kürzer als die beiden vorangehenden zusammen.

Die Augen sind kugelig und von ganz auffallenden Dimensionen. Die größte Ausdehnung des facettierten Teiles beträgt beinahe $^3/_4$ der Carapaxbreite. Die Pigmentierung ist bei den konservierten Tieren hellbräunlich.

Der Stamm der ersten Antenne (Fig. 11) ist schlank. Sein Basalglied übertrifft noch etwas die Länge der beiden anderen zusammengenommen.

Die Schuppe der zweiten Antenne (Fig. 12) ist sehr schlank und von etwas geschwungener Form. Ihre Länge beträgt etwa das 9fache der größten Breite und ungefähr das $1^1/_2$fache der Länge des ersten Antennenstammes. Sie überragt den Stamm der ersten Antenne mit ihrem distalen Gliede und einem Teile des proximalen. Das distale Glied erreicht nicht ganz die halbe Länge des proximalen. Es trägt 10 Fiederborsten.

Die Füße (Fig. 13) sind schlank. Ihre Endklauen sind lang und zart.

Das Telson (Fig. 14, 15) erreicht etwa die $1^1/_4$fache Länge des letzten Abdominalsegments. Es ist von schlank zungenförmiger Gestalt. Von der Basis an verjüngt es sich zunächst beträchtlich bis zu etwa ein Viertel

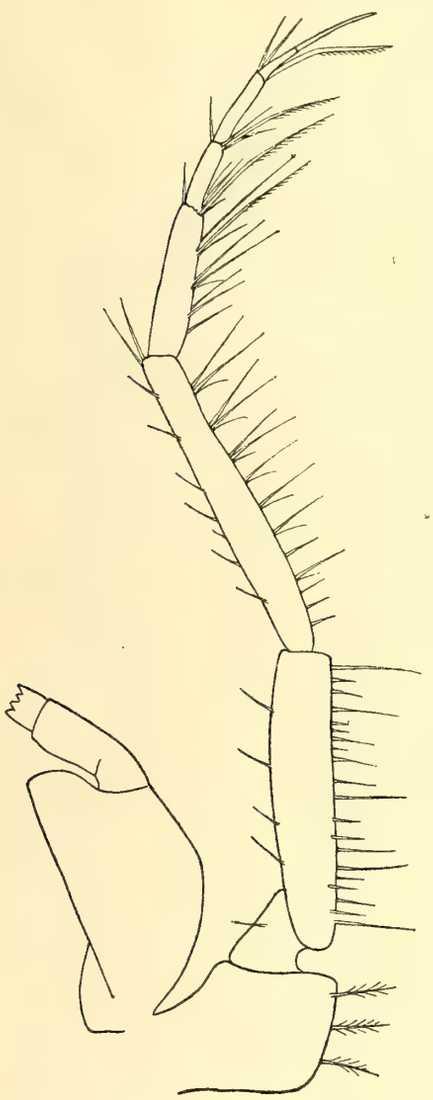


Fig. 13. *Leptomysis megalops* ♀. 3. Cormopod. Vergr. etwa 38 mal.

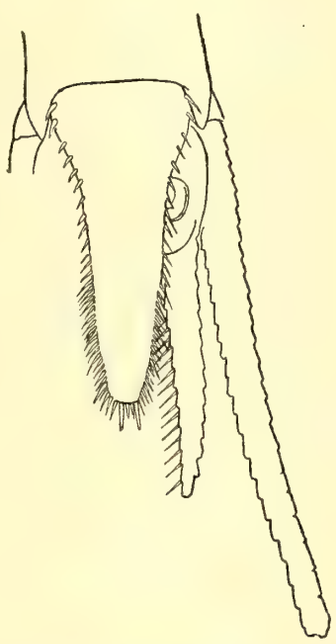


Fig. 14. *Leptomysis megalops* ♀. Telson und Uropod. Vergr. etwa 21 mal.

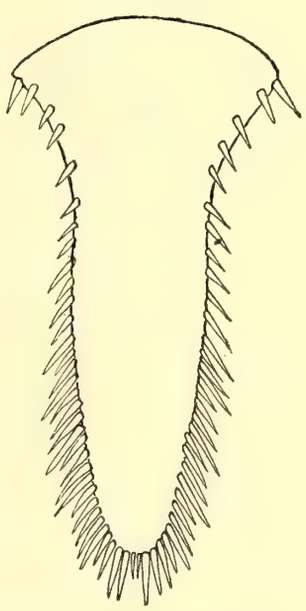


Fig. 15. *Leptomysis megalops* ♀. Telson. Vergr. etwa 38 mal.

seiner Länge. Dann bleibt es etwa bis zur halben Länge von annähernd gleicher Breite, um sich nach dem Ende zu allmählich wieder zu verjüngen. Die Seiten sind im proximalen Teile mit etwas weiter gestellten kleineren Dornen bewehrt, die nicht genau auf der Kante stehen, sondern etwas auf die Dorsalseite gerückt sind. Im distalen Teile stehen die Dornen etwas dichter und sie sind länger. Sie sind in Serien von 3—5 angeordnet, in denen die Dornen an Länge zunehmen. Am Ende stehen zwischen zwei langen Dornen zwei kleinere, die etwa die halbe Länge von jenen erreichen.

Die Uropoden (Fig. 14, 16) sind auffallend schlank. Der Innenast hat etwa $^4/_3$ der Länge des Telsons. An seinem Innenrande stehen unterhalb der Borsten etwa 29 Dornen, die, mit Ausnahme der ersten von ziemlich beträchtlicher Länge sind und deren Reihe sich bis nahe zum Ende des Gliedes erstrecken. Der Außenast überragt das Telson um etwa $^3/_4$ von dessen Länge.

Die Länge des erwachsenen Weibchens beträgt etwa 10 mm.

Das Männchen unterscheidet sich nur durch die gewöhnlichen Merkmale vom Weibchen. Die Pleopoden haben 8gliederige Äste (mit Ausnahme des eingliederigen Innenastes des ersten Paares). Am 4 Paare (Fig. 17) zeigt der Außenast die übliche Verlängerung. Er überragt den Innenast mit seinen drei letzten Gliedern. Am 6. Glied steht außen eine sehr lange Borste, die an Stärke den distalen Gliedern gleichkommt. Sie zeigt die übliche dichte einseitige Befiederung und feine Ringelung im distalen Teile. Das 7. Glied des Außenastes übertrifft etwas die Länge der beiden vorangehenden Glieder zusammen. Das letzte Glied ist auffallend kurz. Die Borsten am 7. und 8. Gliede, die im distalen Teile eine auf der einen Seite stärkere, auf der anderen Seite schwächere Befiederung haben, reichen fast bis zum Ende der langen Borste des 6. Gliedes. Der Außenast reicht mit dem Ende seiner verlängerten Borsten deutlich über die Statocyste der Uropoden hinaus.

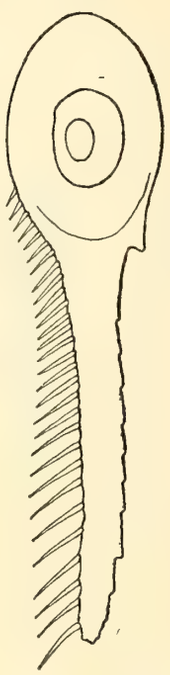


Fig. 16. *Leptomysis megalops* ♀. Innerer Uropodenast, schräg von unten. Vergr. etwa 38 mal

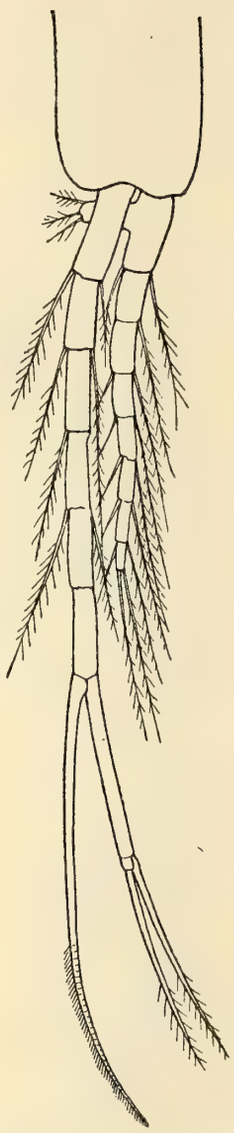


Fig. 17. *Leptomysis megalops* ♂. 4. Pleopod. Vergr. etwa 38 mal.

Bemerkung: Die Art, die nach der Anzahl der gefangenen Exemplare nicht so selten zu sein scheint, unterscheidet sich von den übrigen Spezies der Gattung durch die ganz auffallend großen Augen. Im Bau steht ihr vielleicht am nächsten *L. gracilis* G. O. Sars, unterscheidet sich aber von ihr durch die anders gestaltete Stirnplatte, und die kürzeren Pleopoden beim Männchen, vor allem aber auch durch das Fehlen jener Rauhigkeit des Integumentes, die für *L. gracilis* so charakteristisch ist.

*Mysideis parva* n. sp. (Fig. 18—26).

Aus 100 m Tiefe (ohne näheren Fundort) stammen zwei Weibchen einer *Mysideis*, eins stark defekt, das andere besser erhalten; und bei Amontatura wurde ein geschlechtsreifes Männchen derselben Form erbeutet. Die Stücke erwiesen sich als Zugehörige einer neuen Art.

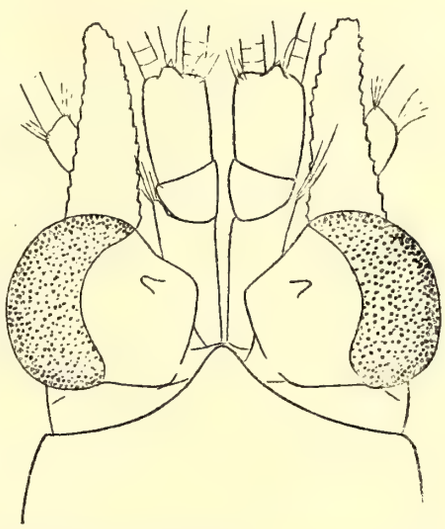


Fig. 18. *Mysideis parva* ♀. Vorderkörper von oben. Vergr. etwa 33 mal.

Beschreibung des geschlechtsreifen Weibchens: Der Vorderrand des Carapax (Fig. 18) ist ebenso gestaltet, wie bei *Mysideis insignis* G. O. Sars. Wie dort läßt auch hinten in der Mitte der Carapax die beiden letzten und einen Teil des drittletzten Thoracalsegmentes frei.

Die Augen sind nicht so groß wie bei *M. insignis* und der facettierte Teil nimmt nicht einen so überwiegenden Teil des ganzen Auges ein, wie dort. Die Pigmentfarbe ist bei den konservierten Tieren braun. Eine kleine, aber deutliche Augenpapille ist vorhanden.

Der Stamm der ersten Antenne (Fig. 19) ist schlank. Das Basal-

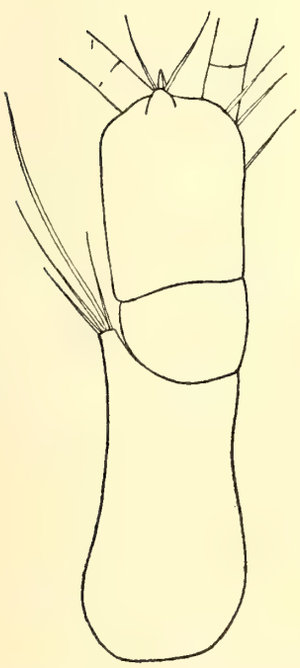


Fig. 19. *Mysideis parva* ♀. 1. Antenne. Vergr. etwa 68 mal.

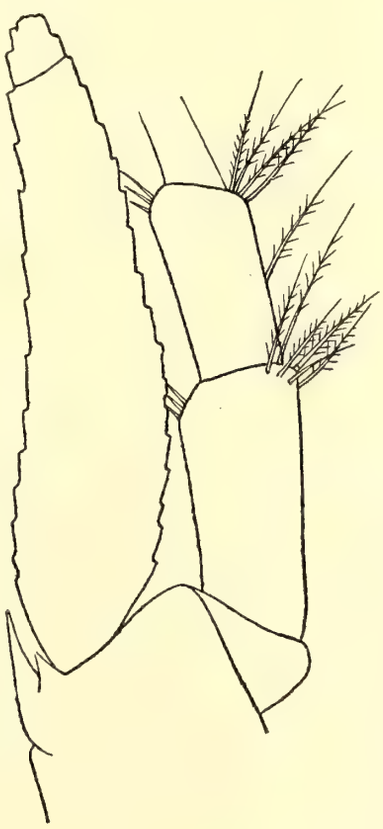


Fig. 20. *Mysideis parva* ♀. 2. Antenne. Vergr. etwa 68 mal.

glied ist so lang, wie die beiden anderen zusammen (bei *M. insignis* ist es nur so lang wie das dritte Glied).

Die Schuppe der zweiten Antenne (Fig. 20) ist verhältnismäßig kürzer als bei *M. insignis* und überragt den ersten Antennenstamm nur wenig. Das Ende des zweiten Antennenstammes überragt sie mit etwa $^2/_7$ ihrer Länge (bei *M. insignis* mit fast der Hälfte ihrer Länge). Sie ist $4^1/_2$mal so lang, wie breit. Ihr Außenrand ist schwach konkav (bei *M. insignis* gerade). Der Borstenbesatz der Schuppe ist ganz beträchtlich weniger dicht, als bei *M. insignis*.

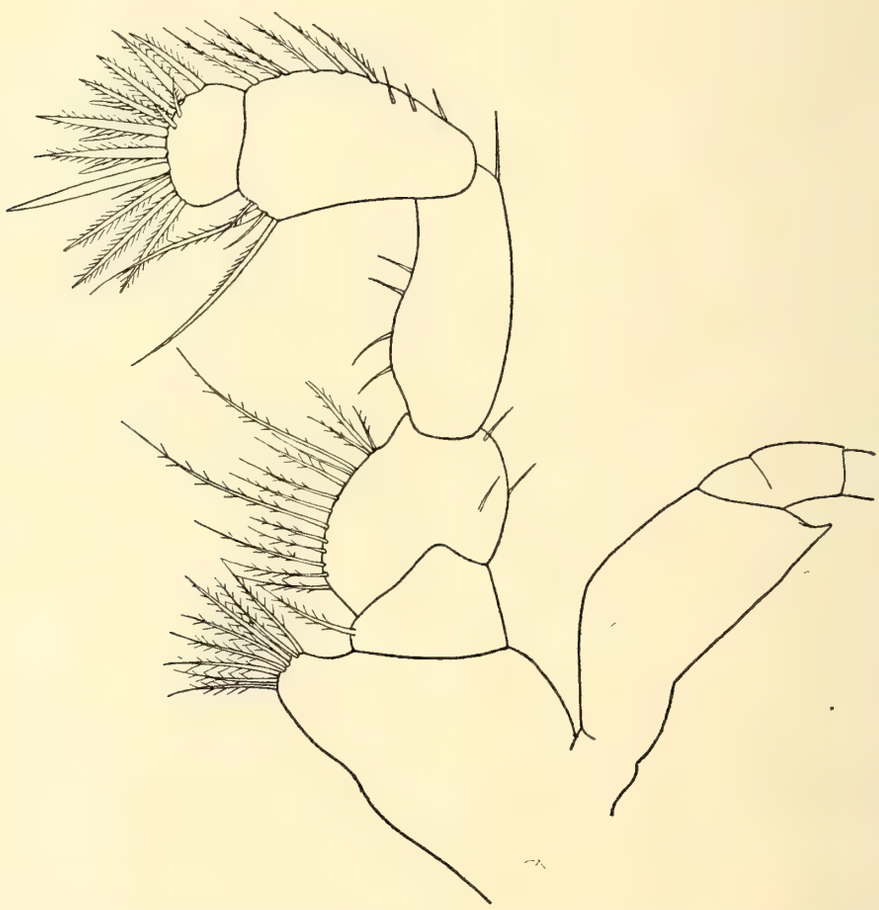


Fig. 21. *Mysideis parva* ♀. 2. Cormopod. Vergr. etwa 68mal.

Der zweite Cormopod (Fig. 21) ist zwar auch recht kräftig bedornt und beborstet, aber zeigt doch nicht einen solch auffallend starke Bewehrung, wie bei *M. insignis*.

Die Endopoditen der hinteren Cormopoden waren sämtlich abgebrochen.

Das Telson (Fig. 22, 23) ist so lang, wie das sechste Abdominalsegment. Es verjüngt sich von der Basis an zunächst ziemlich stark, dann mehr allmählich, so daß die Seitenlinie einen geschwungenen Verlauf nimmt, während sie bei *M. insignis* infolge der gleichmäßigeren Verjüngung fast gerade ist. An den Seiten stehen jederseits etwa 15 Dorne,

die nach dem Ende hin dichter gestellt sind und auch etwas länger werden. Am Ende stehen zwei lange und zwischen ihnen zwei viel kürzere Dornen. Der letzte neben den starken Enddornen stehende Seitendorn erreicht nur etwa die halbe Länge des ersteren. (Bei *M. insignis* ist er nur wenig kürzer als der Enddorn, außerdem ist hier die Zahl der Seitendornen größer). Zwischen den kleinen Enddornen ist das Telson etwas eingekerbt, die Kerbe ist unbewehrt. Endborsten in der Mitte des Telsons waren nicht vorhanden. Auch gelang es mir nicht, Bruchstellen zu sehen die auf ein früheres Vorhandensein hingedeutet hätten. Ich kann aber

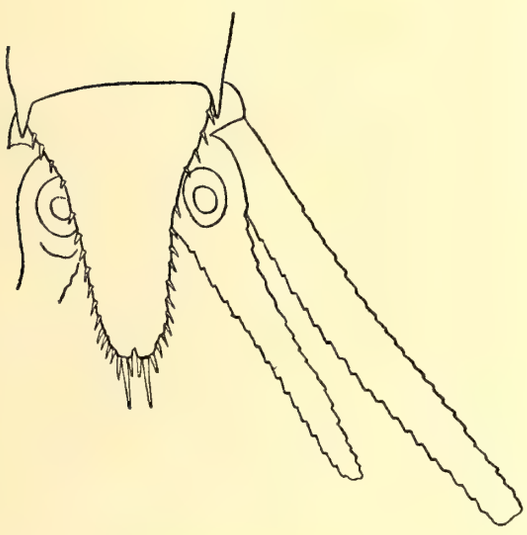


Fig. 22. *Mysideis parva* ♀. Telson und Uropod. Vergr. etwa 33 mal.

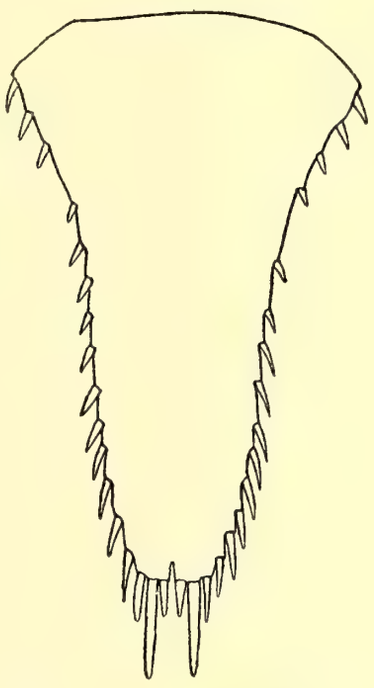


Fig. 23. *Mysideis parva* ♀. Telson. Vergr. 68 mal.

nicht mit Sicherheit behaupten, daß wirklich keine Endborsten vorhanden waren.

Der Innenast der Uropoden (Fig. 22, 24) überragt das Telson etwa um dessen halbe Länge. In der Statocystenregion steht unten eine Reihe von 7, nicht besonders dicht gestellter Dornen. Die Reihe überragt nach hinten zu die Statocysten deutlich. (Bei *Mysideis* ist die aus 5—7 Dornen bestehende Reihe dichter, und sie überragt die Statocyste nicht.) Der Außenast der Uropoden überragt den Innenast um etwa $^1/_4$ seiner Länge. Er ist sehr schmal und von linealischer Gestalt. (Bei *M. insignis* ist er etwas breiter im Verhältnis und mehr zu lanzettlicher Gestalt hinneigend.)

Die Länge beträgt etwa $6^1/_2$ mm (bei *M. insignis* 15—25 mm).

Geschlechtsreifes Männchen: Der Stamm der ersten Antenne ist etwas kräftiger als beim Weibchen. Die Antennenschuppe ist eine Kleinigkeit länger. Die Augen sind etwas größer, und der facettierte Teil

nimmt etwas mehr Platz ein. Der Außenast der Uropoden ist etwas breiter und mehr lanzettlich.

Die Endopoditen der hinteren Cormopoden fehlen, doch hing zwischen den Exopoditen der Cormopoden ein einzelner abgebrochener Endopodit, der wohl zum gleichen Exemplar gehören dürfte. Über seine Gestalt gibt Fig. 25 Auskunft.

Die dritten Pleopoden haben 8gliederige Äste. Beim vierten

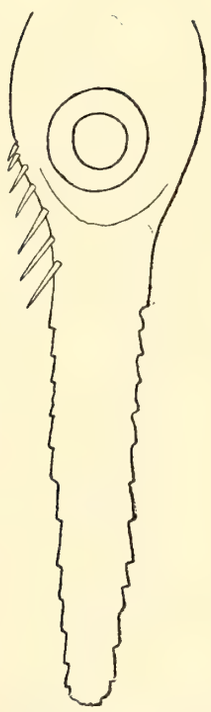


Fig. 24. *Mysideis parva* ♀. Innerer UropodastVergr. etwa 68 mal.

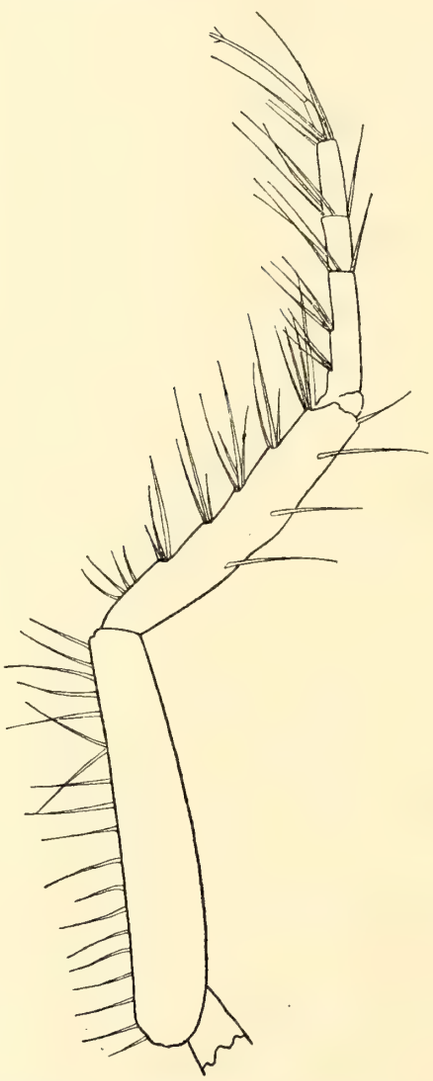


Fig. 25. *Mysideis parva* ♂. Cormopod. Vergr. etwa 68 mal.

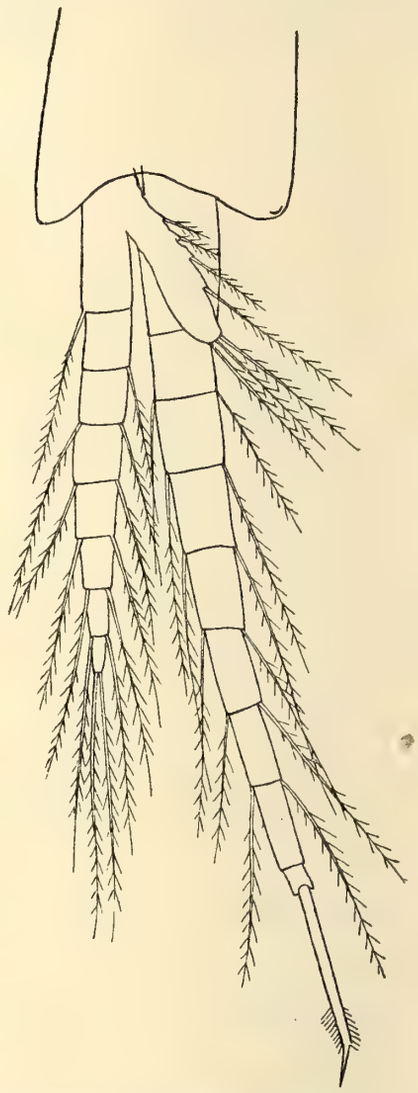


Fig. 26. *Mysideis parva* ♂. 4. Pleopod. Vergr. etwa 68 mal.

Paare (Fig. 26) zeigt der Außenast die übliche Verlängerung. Der 8gliederige Innenast reicht etwa bis zum Ende des 5. Gliedes des 9gliederigen Außenastes. Die Endborste des Außenastes übertrifft etwas die Länge der 3 letzten Glieder des Außenastes zusammen. In etwas mehr als der basalen Hälfte ist sie nackt, dann folgt eine zweiseitig befiederte Partie und endlich eine nackte, etwas abgeknickte Spitze. (Bei *M. insignis* ist die befiederte Partie nur einseitig befiedert.)

Auch hier fand ich keine Endborsten am Telson. Die Länge beträgt etwa $7^1/_2$ mm.

Bemerkung: Die Unterschiede gegen *M. insignis* sind in der Beschreibung schon erwähnt. Die zweite zur Gattung gerechnete Art, *M. microps* Illig unterscheidet sich durch die Bewehrung des Telsonausschnittes von der neuen Spezies.

*Macropsis slabberi* (van Beneden).

Diese im Mittelmeer gemeine Art war bisher aus Neapel nicht erwähnt. Es sind eine Anzahl jugendlicher Exemplare aus dem Golfe vorhanden.

*Mysidella typica* G. O. Sars (Fig. 27).

Ein einziges Exemplar ist vorhanden, ein geschlechtsreifes Weibchen, das gegen die Sarssche Beschreibung und Abbildung in der Form des Telsonendes etwas abweicht. Es verlaufen die Telsonseiten nahe dem Ende nicht so stark einwärts abbiegend, sondern fast gerade. Der hintere Telsonabschnitt ist breiter und von Enddornen sind jederseits nur zwei vorhanden. Doch bilden Holt u. Beaumont[1]) ein Telson ab, daß zwischen dem typischen und dem bei dem vorliegenden Exemplare einen Übergang bildet. Somit scheint hier eine gewisse Variabilität zu bestehen und ich trage kein Bedenken, das Exemplar zur angegebenen Art zu rechnen.

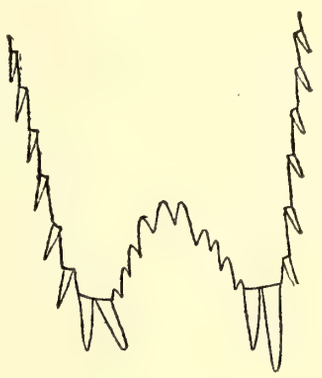


Fig. 27. *Mysidella typica* ♀. Ende des Telsons. Vergr. etwa 68 mal.

[1]) Holt u. Beaumont, Report on the Crustacea Schizopoda of Ireland, in: Sci. Tr. R. Dublin Soc. ser. 2. vol. 7. 1900.

## R. FRIEDLÄNDER & SOHN in BERLIN NW. 6

Von uns ist zu ermäßigtem Preise zu beziehen

# C. HELLER

## Die Crustaceen des südlichen Europa

### Crustacea Podophthalmia.

Mit einer Übersicht über die horizontale Verbreitung
sämtlicher europäischer Arten
1863.

Ein Band von 357 Seiten mit 10 Tafeln, gr. 8.

(Ladenpreis 12 Mark)

**Ermäßigter Preis 6 Mark.**

---

Soeben erschienen:

## Lager-Kataloge R. Friedländer & Sohn, Berlin NW. 6.

**Arachnida, Acarina, Myriopoda, Rotatoria.** (Nr. 483.) 40 Seiten.

**Crustacea** (Malacostraca etc., Amphipoda, Isopoda, Entomostraca.)
(Nr. 484.) 56 Seiten.

**Auf Verlangen kostenfrei.**


Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

**22. Band, Nr. 11.**

**Fritz Wendicke,** Hydrographische Untersuchungen des Golfes von Neapel im Sommer 1913. Ausgeführt und bearbeitet im Auftrage der Zoologischen Station zu Neapel.

pag. 329—366. Mit 15 Figuren im Text und Tafel 11.

Smithsonian Institution
NOV 20
National Mu

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1916.

*Ausgegeben den 30 August 1916.*

# Hydrographische Untersuchungen des Golfes von Neapel im Sommer 1913

Ausgeführt und bearbeitet im Auftrage der Zoologischen Station zu Neapel

von

Dr. **Fritz Wendicke.**

Mit 15 Textfiguren und Tafel 11.

## Inhaltsverzeichnis.

Vorwort . . . . . 330
Einleitung . . . . . 330
Die angewandten Instrumente, die Arbeitsmethoden und das Arbeitsgebiet . 330
I. Kapitel.
A. Die vertikale Temperatur-, Salzgehalt- und Dichteverteilung Anfang Juni 1913 . . . . . 332
B. Die vertikale Sauerstoffverteilung am 19. Juni 1913 . . . . . 336
II. Kapitel.
Änderungen der physikalischen Verhältnisse des Golfes im Laufe des Sommers 339
A. Die oberen Wasserschichten . . . . . 340
a. Die Temperaturveränderung im Laufe des Sommers . . . . . 340
b. Die Salzgehaltsänderungen an der Oberfläche im Laufe des Sommers . 342
B. Die Veränderungen in den Tiefen . . . . . 345
III. Kapitel.
Änderungen der physikalischen Verhältnisse im Laufe eines Tages oder einiger Stunden . . . . . 349
A. Der tägliche Temperaturgang des Wassers . . . . . 349
B. Andere Änderungen der physikalischen Verhältnisse in kurzer Zeit. Sauerstoffschwankungen . . . . . 354
IV. Kapitel.
Süßwasserzufuhr und horizontale Salzgehaltsunterschiede . . . . . 357
Schluß.
Die Ergebnisse der Arbeit und Aufgaben für die Zukunft . . . . . 359



Smithsonian Institution NOV

## Vorwort.

Da von der zoologischen Station zu Neapel geplant wird, die Ozeanographie in ihr Arbeitsprogramm aufzunehmen, so wurde ich für den Sommer des Jahres 1913 dorthin berufen, um die dazu notwendigen Vorbereitungen zu treffen und, soweit es anging, einige Voruntersuchungen auszuführen. Die Ergebnisse derselben bringt diese kurze Arbeit. Sie ist nur als erster Anfang hydrographischer Golfstudien anzusehen. Die wenigen Beobachtungen — im ganzen waren nur vier Ausfahrten möglich — bezweckten lediglich eine erste Orientierung über die physikalischen Verhältnisse des Golfs, denn bekannt davon war herzlich wenig, wie bei späterer Gelegenheit in einem geschichtlichen Rückblick ausgeführt werden wird. Die angestrebte Orientierung ist erreicht worden. Bei der Bearbeitung des Beobachtungsmaterials haben sich eine Reihe interessanter Fragen ergeben, die zu verfolgen sind, und deren Beantwortung für die Zoologen von großem Wert sein wird. Die Richtung, in der die späteren die Untersuchungen ausgedehnt werden müssen, ist klargelegt.

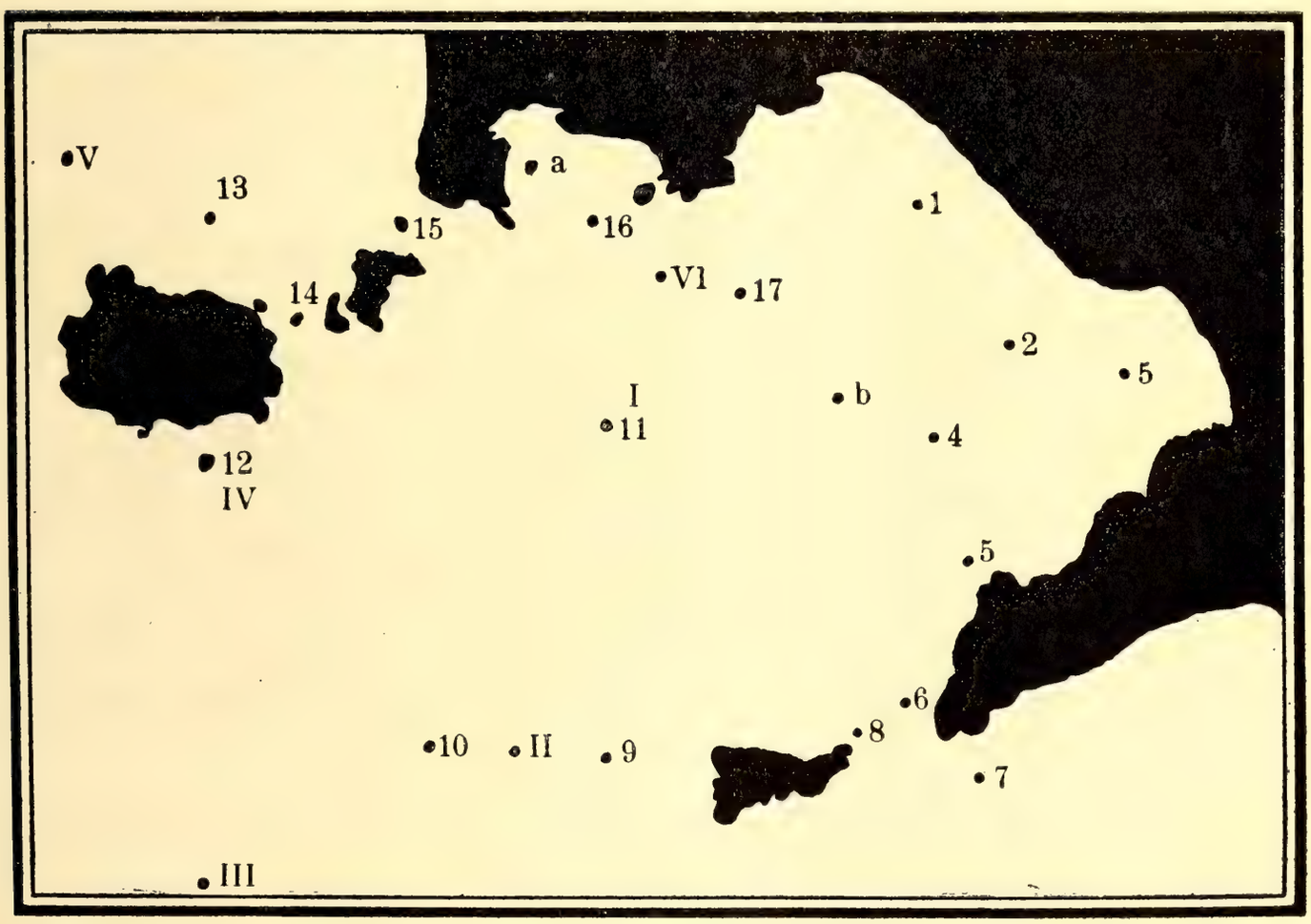
---

## Einleitung.

### Die angewandten Instrumente, die Arbeitsmethoden und das Arbeitsgebiet.

Die in dieser Arbeit besprochenen hydrographischen Untersuchungen des Golfes von Neapel vom Sommer 1913 wurden an Bord des alten Stationsdampfers »Johannes Müller« ausgeführt. Aus einer alten Lotmaschine war eine Handwinde mit Bandbremse hergestellt worden, die 450 m Bronzelitze von 4 mm Stärke trug. Die untere Grenze, bis zu der gearbeitet werden konnte, war dadurch festgesetzt. Von der Winde aus lief der Draht über ein heraushängendes Meterrad, um das er zweimal geschlungen war, um ein Springen zu vermeiden. Außer dieser Winde stand noch eine Fahrradlotmaschine mit Klavierseitendraht nach dem System Helland-Hansen, Amundsen u. a. zur Verfügung. Sie wurde benutzt, um die Positionsbestimmungen, die durch Deckpeilungen und Sextantenmessungen erfolgten, zu kontrollieren. An Instrumenten kamen zur Verwendung: Zwei gute Ekmannsche Wasserschöpfer aus Christiania, zwei Umkippthermometer von C. Richter, Berlin (Fabriknummer 142 und 113). Die Ablesungen erfolgten mit Hilfe einer Ableselupe. Zur Aufnahme der Wasserproben für Salzgehaltsbestimmungen dienten die jetzt

allgemein bevorzugten kleinen grünen Glasflaschen mit Patentverschluß von 150 ccm Inhalt, für die Sauerstoffproben standen weiße Glasflaschen von 220 ccm mit eingeschliffenem Stopfen zur Verfügung. Bei den Arbeiten im Laboratorium gelangten Mohrs Chlortitration und Winklers Methode der Sauerstoffanalyse zur Anwendung. — Da eine ausführliche Besprechung der angewandten Instrumente und Methoden aus dem Rahmen dieser Arbeit fallen würde, will ich mich mit der obigen kurzen




Figur 1.
Verteilung der Beobachtungsstationen im Golfe von Neapel.
Station 1 bis 17 am 5.—7. Juni 1913.
Station I bis VI am 29.—31. Juli 1913.
Station a. 24stündige Beobachtung am 19./20. August 1913.
Station b. 24stündige Beobachtung am 29./30. August 1913.

Aufzählung und der Bemerkung begnügen, daß ich glaube bei der Anwendung derselben alle bekannten Vorsichtsmaßregeln beachtet zu haben.

Um den Leser mit dem Arbeitsgebiet bekannt zu machen, ist der Arbeit eine Tiefenkarte des Golfes als Tafel beigefügt. Sie ist nach der Seekarte der italienischen Marine gezeichnet worden. Wir ersehen aus ihr, daß der Golf die Gestalt eines Rhombus besitzt, der sich mit einer Seite nach Südwesten, dem Meere, frei öffnet. Von hier aus reichen größere

Tiefen zungenförmig in den Golf hinein. Die übrigen drei Seiten des Rhombus werden vom Festland und von Inseln gebildet. Die schmalen Zugangsstraßen, die nach Nordwesten und Südosten noch freibleiben, besitzen eine geringe Tiefe. Zwischen der Halbinsel von Sorrent und der Insel Capri beträgt die maximale Tiefe 80 m, zwischen Ischia und Procida 20 m und zwischen Procida und Festland gar nur 12 m. Das größte Areal wird von der 100 und 200 m Isobathe umspannt, und besonders das weite Plateau im Osten ist bemerkenswert. — An welchen Punkten in diesem Gebiet gearbeitet wurde, zeigt Figur 1. In ihr sind alle Beobachtungsstationen der verschiedenen Ausfahrten eingezeichnet.

## I. Kapitel.

### A) Die vertikale Temperatur-, Salzgehalt- und Dichteverteilung im Golf von Neapel Anfang Juni 1913.

Die erste Ausfahrt wurde mit dem Stationsdampfer »Johannes Müller« am 5., 6. und 7. Juni unternommen. Während dieser drei Tage wurden an 17 über den ganzen Golf von Neapel verteilten Stationen Temperaturen gemessen und Wasserproben entnommen.

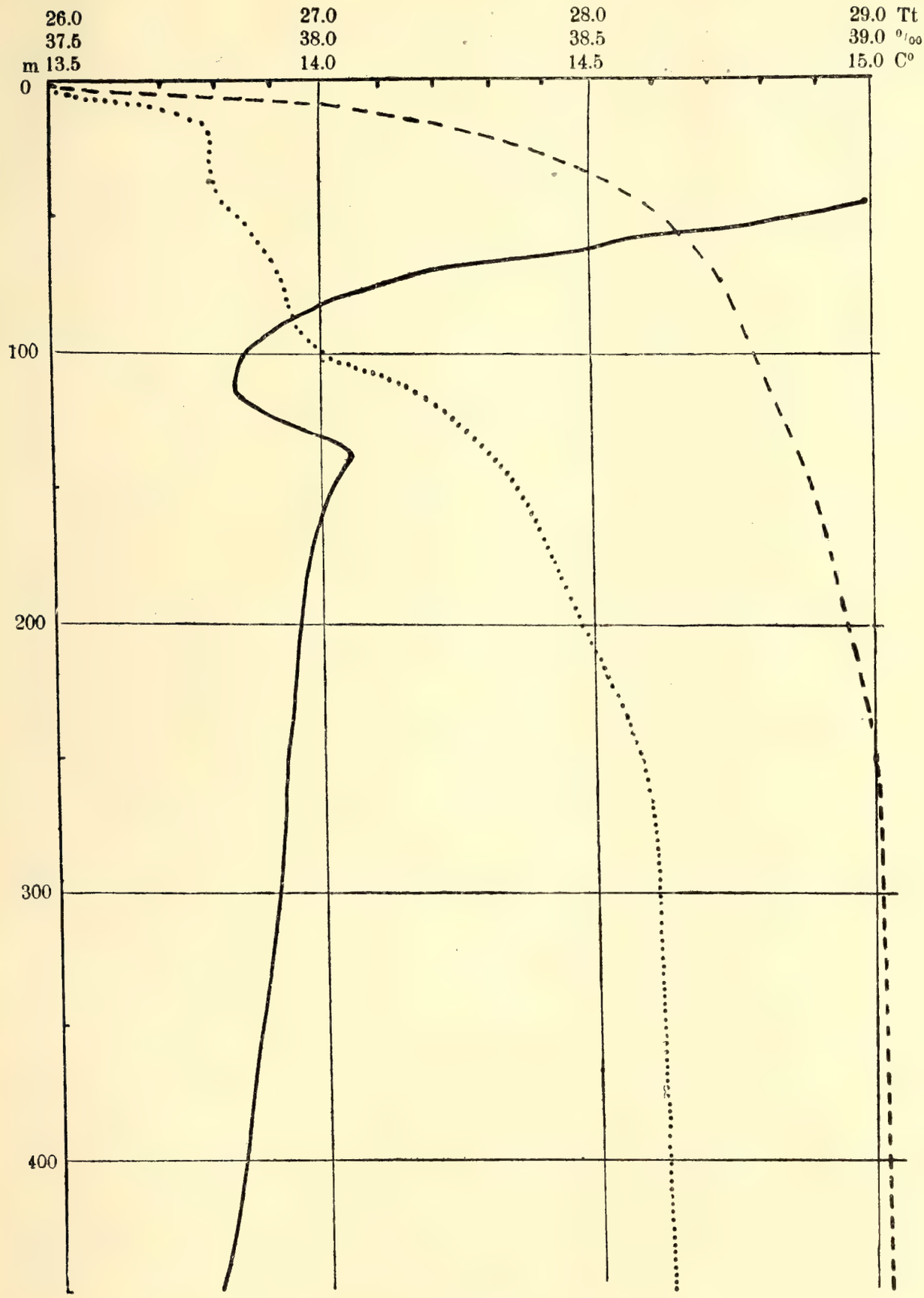
Die Lage der Stationen ist der Kartenskizze von Figur 1 zu entnehmen.

Die Messungen aller 17 Stationen wurden für jede einzelne Tiefe, in der beobachtet wurde, vereinigt. Auf diese Weise wurden Mittelwerte erzielt, an denen man die vertikale Temperaturen-, Salzgehalt- und Dichteverteilung des Golfes am Anfang Juni 1913 studieren kann.

Die ermittelten Zahlen sind in folgender Tabelle enthalten und in beistehenden Figuren 2 und 2a zu überblicken.

Mittelwerte für Temperatur und Salzgehalt der verschiedenen Tiefen, 5.—7. Juni 1913.

| Tiefe m | C° | ‰ | σt | Tiefe m | C° | ‰ | σt |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 22.70 | 37.53 | 25.89 | 90 | 13.92 | 37.93 | 28.50 |
| 2 | 22.46 | 37.49 | 25.93 | 100 | 13.85 | 37.99 | 28.55 |
| 5 | 21.71 | 37.59 | 26.31 | 150 | 14.01 | 38.35 | 28.79 |
| 10 | 19.20 | 37.68 | 27.02 | 200 | 13.96 | 38.46 | 28.89 |
| 15 | 18.29 | 37.76 | 27.33 | 250 | 13.91 | 38.57 | 29.00 |
| 20 | 17.67 | 37.79 | 27.52 | 300 | 13.91 | 38.60 | 29.02 |
| 25 | 17.05 | 37.79 | 27.69 | 350 | 13.85 | 38.61 | 29.04 |
| 35 | 15.84 | 37.79 | 27.95 | 400 | 13.84 | 38.62 | 29.04 |
| 50 | 14.88 | 37.84 | 28.21 | 450 | 13.78 | 38.63 | 29.06 |
| 75 | 14.11 | 37.92 | 28.44 | | | | |



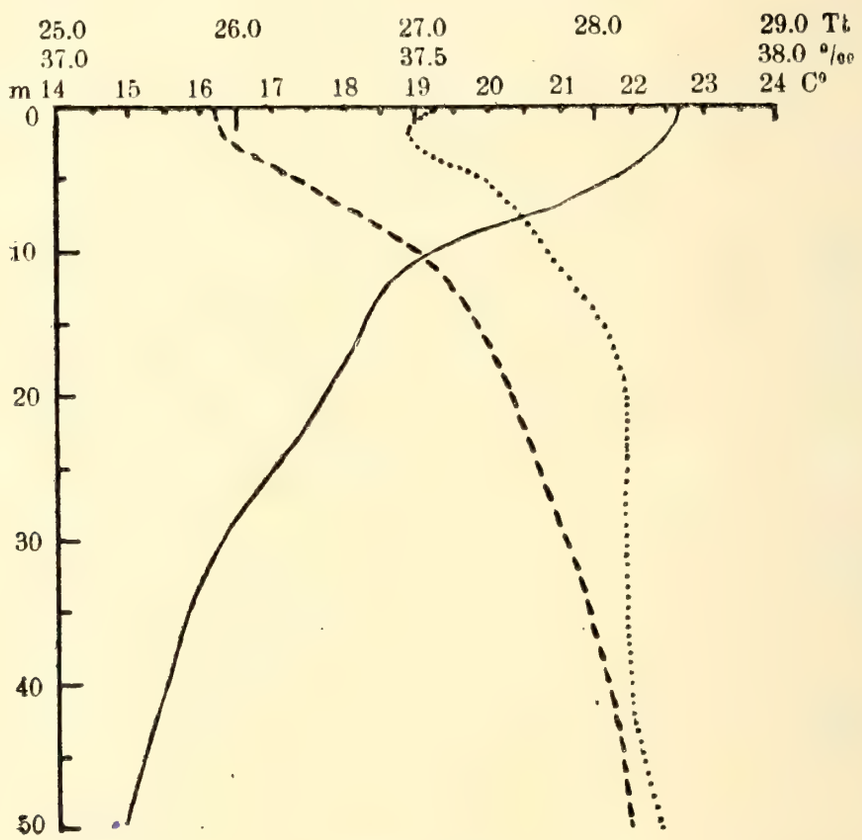

Figur 2.

Vertikale Temperatur —, Salzgehalt ..... und Dichte - - - - Verteilung im Golfe von Neapel. 5.—7. Juni 1913.

Die Figur enthält Mittelwerte von 17 Beobachtungsstationen.

Figur 2a (pag. 334) stellt die oberen 50 m besonders dar.

Für den Golf von Neapel ist die Tatsache bekannt, daß das Vorkommen verschiedener Formen im Laufe des Jahres einem vertikalen Wechsel unterworfen ist. Dieser Wechsel ist offenbar durch physikalische Veränderungen der Wasserschichten bedingt. Ich will daher, dem Wunsche einiger Herren, die an der zoologischen Station arbeiten, folgend, bei der Besprechung der vertikalen Temperatur-, Salzgehalt- und Dichteverteilung kurz ausführen, inwieweit durch diese drei Faktoren das begrenzte Vorkommen einiger Formen verursacht sein kann.




Figur 2a.

Aus Figur 2 ersehen wir, daß die Temperatur des Wassers, die an der Oberfläche im Juni fast 23° C erreicht, mit der Tiefe schnell sinkt. Bei 12 m Tiefe ist sie schon um 3° niedriger und fällt dann sehr gleichmäßig um etwa 0.12° pro Meter. Von 40 m an wird die Abnahme langsam geringer. Zwischen 110 und 120 m Tiefe ist ein Minimum erreicht von 13.80° C. In den nächsten 20 m steigt die Temperatur nun schnell wieder an zu einem Maximum von etwas über 14.00° C, um darauf wieder ganz langsam zu sinken.

Die Erklärung dieser vertikalen Temperaturverteilung liegt auf der Hand. Das Temperaturminimum zwischen 110 und 120 m ist im letzten Winter entstanden. Durch die starke winterliche Ausstrahlung und

Wärmeabgabe war das Oberflächenwasser so stark abgekühlt und dadurch spezifisch so viel schwerer geworden, daß vertikale Konvektion eintreten konnte. Diese reichte aber nur bis in die oben genannte Tiefe. Das Temperaturmaximum in 140 m Tiefe bezeugt jedenfalls, daß das Wasser dieser Tiefen von der winterlichen Abkühlung schon ungestört blieb. Allein aus dem ermittelten Temperaturverlauf ist also zu schließen, daß wir hier in rund 150 m Tiefe eine Grenze für die Lebensfähigkeit gewisser, für Temperaturänderungen sehr empfindlicher vegetabilischer oder tierischer Formen haben können. Da nämlich die Temperaturverhältnisse des letzten Winters keine stark anormalen waren, so darf man schließen, daß alljährlich die winterliche Abkühlung nicht viel tiefer reicht, daß also alles, was unter dieser Grenze existiert, verschont bleiben wird von den größeren Temperaturstörungen und Schwankungen, die sich alljährlich in der Oberschicht abspielen.

Betrachten wir in den Figuren 2 und 2a die Salzgehaltskurve, so sehen wir zunächst eine kleine Abnahme des Salzgehalts in den oberen Schichten, darauf aber eine schnelle Zunahme bis etwa 20 Tiefe. Gehen wir tiefer, so wird das Wasser bald langsam, bald schneller salzreicher, um schließlich von 250 m an abwärts bis 450 m sehr langsam und gleichmäßig an Salzgehalt zuzunehmen. Interessant an der Kurve ist jedenfalls, daß in den Tiefen, wo wir auch in der Temperatur Unregelmäßigkeiten finden, nämlich zwischen 100 und 150 m, die Salzgehaltsabnahme noch einmal beträchtlicher wird. Auch die Salzgehaltskurve zeigt uns also an, daß hier die Grenze liegt zwischen zwei voneinander abweichenden Wasserschichten. Dadurch werden wir in der Annahme, daß hier eine Grenze bestimmter Tier- oder Pflanzenformen vorliegen kann, bestärkt. Jedes Wesen, was sich aus der gleichförmigen unteren Schicht über diese Grenze hinaus erhebt, wird dadurch nicht nur stärkeren Temperaturveränderungen ausgesetzt, sondern auch im Salzgehalt wird es, verglichen mit der so gleichartigen Bodenschicht, relativ großen Schwankungen unterworfen sein.

In den Figuren 2 und 2a wird auch die mittlere vertikale Verteilung des spezifischen Gewichtes dargestellt, wie es sich aus dem gefundenen Salzgehalt und den gemessenen Temperaturen ergebt. Zwischen der Kurve hierfür und denen für Temperatur und Salzgehalt macht sich ein großer Gegensatz bemerkbar. Ganz augenfällig nämlich ist ihr idealer gleichförmiger Verlauf. Die anfangs schnelle Zunahme des spezifischen Gewichtes unter der Oberfläche wird, je tiefer man kommt, ganz allmählich langsamer. Kein starker Sprung, keine Unregelmäßigkeit macht sich in der Kurve geltend. Auch in den für die Temperatur und den Salz-

gehalt kritischen Tiefen zwischen 100 und 150 m bleibt ihr Verlauf vollkommen gleichförmig. Wir können also dem spezifischen Gewicht nach nicht eine Oberschicht von einer Bodenschicht trennen.

Diese Tatsache ist von einiger Bedeutung. Wenn nämlich hier biologisch eine Grenze nachgewiesen wird, so kann diese nicht durch das spezifische Gewicht bedingt sein. Letzteres wäre nur möglich, wenn in dem kritischen Bereich eine sprunghafte Änderung des spezifischen Gewichtes erfolgte, und man Organismen finden würde, die an bestimmte Grenzen desselben gebunden sind.

Das spezifische Gewicht ist also aus der Reihe der möglichen physikalischen Faktoren eliminiert; es kann nach unseren Beobachtungen im Anfang Juni keine scharfen Abgrenzungen im Auftreten der Fauna verursachen. — Ferner ist zu bemerken, daß wegen dieses gleichförmigen Verlaufes des spezifischen Gewichtes auch vertikale Wanderungen, soweit sie nicht motorisch, sondern durch Veränderungen der Schwere hervorgerufen werden, sich bequem durch das zwischen 100 und 150 m für Temperatur und Salzgehalt beobachtete Grenzgebiet hindurch erstrecken können. So werden z. B. die toten Organismen in dem Grenzgebiet beim Absinken keine Verzögerung ihrer Sinkgeschwindigkeit wegen plötzlich großer Zunahme des spezifischen Gewichtes des Wassers haben. Es kann in der Grenzschicht keine Anhäufung verwesender Materie entstehen. Daraus ergeben sich nun gleich wieder einige Folgerungen. Weder gibt es für diejenige Fauna, die sich von absinkender Materie nährt, eine besonderes Gebiet reichlichster Nahrung, noch besteht eine Zone, in der sich wegen besonderen Reichtums an verwesendem Material ein Sauerstoffminimum einstellen kann, das die Verteilung und das Vorkommen der Fauna wieder beeinflussen würde[1]).

## B) Die vertikale Sauerstoffverteilung im Golf von Neapel am 19. Juni 1913.

War so durch die erste Ausfahrt am 5.—7. Juni eine allgemeine Orientierung über die vertikale Temperatur-, Salzgehalt- und Dichteverteilung im Golf von Neapel erzielt worden, so drängte sich der Wunsch auf, noch einen weiteren hydrographisch und zoologisch sehr wichtigen Faktor, nämlich den Sauerstoffgehalt des Golfwassers, kennen zu lernen. Sobald daher die dazu erforderlichen Chemikalien beschafft worden waren, wurde am 19. Juni bei der Station 11 (vgl. die Kartenskizze Figur 1) die vertikale Sauerstoffverteilung bestimmt.

---

[1]) Die für den Golf gefundenen Sauerstoffwerte (vgl. S. 338 Fig. 3) entsprechen vollkommen diesen Folgerungen.

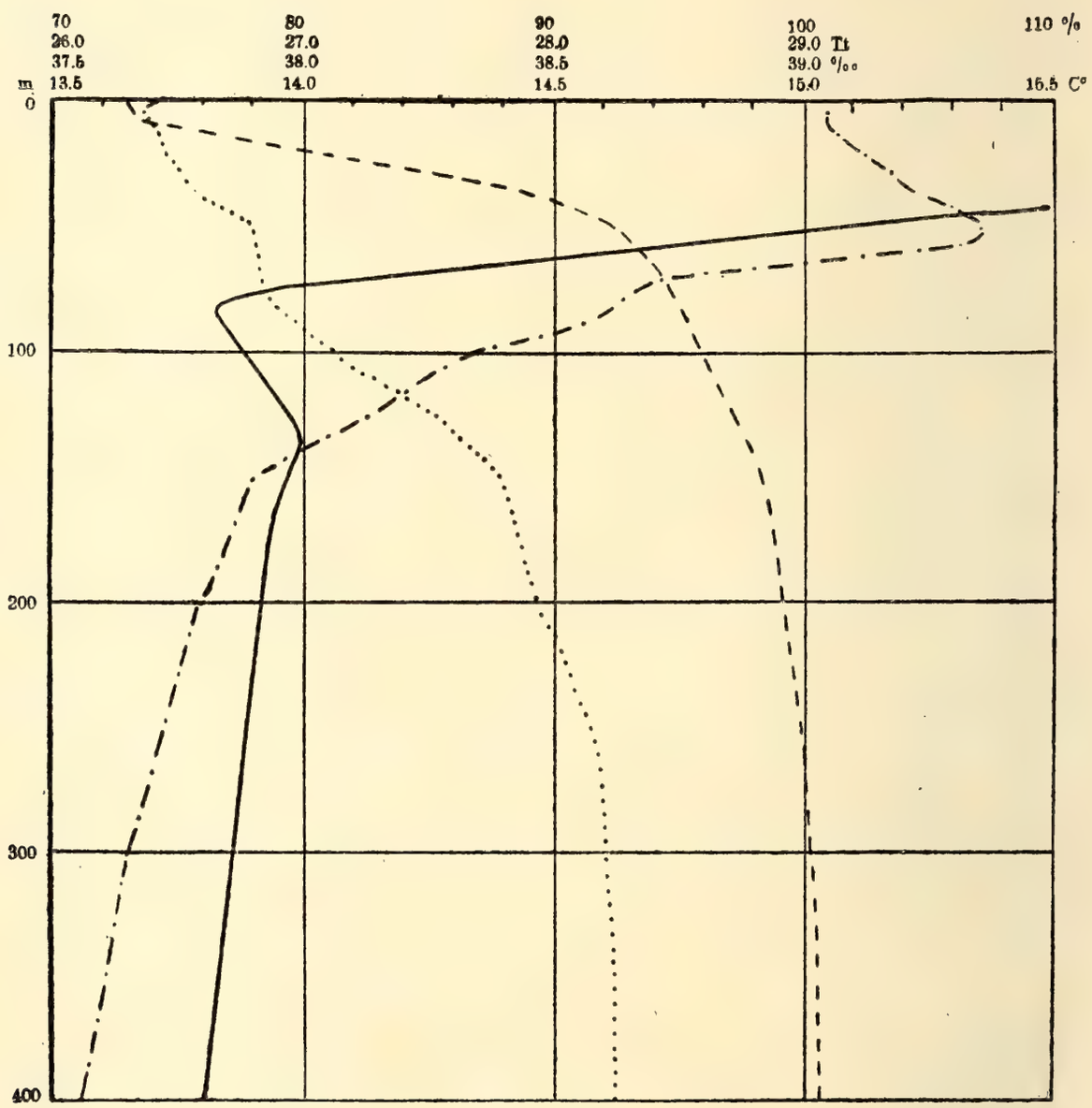
Beobachtungsmaterial von Station 11, am 19. Juni 1913.
Position 40° 41′ 34″ N.B. — 14° 8′ 48″ Ö.L.
Bewölkung 9, Wind S 1—3, starke Dünung aus SW.

| Tiefe m | Zeit | Wahre Temperatur °C | S | σt | Sauerstoff Absolute Menge ccm pro Liter | Sauerstoff Relative nach Fox | Sauerstoff Menge nach Jakobsen |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | a. m. | | | | | | |
| 0 | 9h50 | 22.10 | 37.72 | 26.29 | 5.35 | — | — |
| | p. m. | | | | | | |
| 5 | 1h10 | 21.83 | 37.68 | 26.32 | 5.15 | 101 | 101 |
| 10 | 1 20 | 21.78 | 37.70 | 26.34 | 5.16 | 101 | 101 |
| 20 | 1 20 | 19.38 | 37.72 | 27.02 | — | — | — |
| 25 | 1 10 | 18.59 | 37.74 | 27.23 | 5.55 | 103 | 103 |
| 35 | 1 00 | 16.38 | 37.77 | 27.80 | 5.74 | 103 | 104 |
| 50 | 1 00 | 15.09 | 37.90 | 28.20 | 6.10 | 107 | 109 |
| 75 | 12 30 | 13.97 | 37.92 | 28.47 | 5.44 | 93.5 | 95 |
| 90 | 12 30 | 13.83 | 37.99 | 28.55 | 5.29 | 91 | 93 |
| 100 | 11 45 | 13.88 | 38.06 | 28.60 | 5.05 | 87 | 89 |
| 105 | 12 00 | 13.89 | 38.08 | 28.60 | 4.97 | 86 | 87 |
| 115 | 12 00 | 13.93 | 38.17 | 28.66 | 4.93 | 84 | 86 |
| 120 | 11 45 | 13.94 | 38.21 | 28.69 | 4.93 | — | — |
| 130 | 11 25 | 13.98 | 38.28 | 28.74 | 4.73 | 82 | 83 |
| 150 | 11 25 | 13.97 | 38.39 | 28.83 | 4.53 | 78 | 80 |
| 200 | 11 00 | 13.91 | 38.46 | 28.90 | 4.41 | 76 | 77 |
| 250 | 11 10 | 13.90 | 38.57 | 28.98 | — | — | — |
| 300 | 10 40 | 13.87<br>13.79 | 38.60 | 29.02 | 4.23 | 73 | 74 |
| 350 | 10 10 | 13.83<br>13.81 | 38.62 | 29.05 | — | — | — |
| 400 | 8 22 | 13.79<br>13.79 | 38.62 | 29.05 | 4.13 | 71 | 73 |

Anm. Die Sauerstoffanalysen wurden nach der verläßlichen Winklerschen Methode ausgeführt. Vgl. E. Ruppin, Die hydrographisch chemischen Methoden. Abhandlung 2 aus »Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen«. Neue Folge. 14. Band, Abteilung Kiel 1912.

Nachdem die absolute Menge in Kubikzentimetern pro Liter — gemessen bei 0° C und 760 mm Druck — bestimmt war, erfolgte die Berechnung der relativen Sauerstoffmenge (in % angegeben) auf zwei Arten. Das eine Mal nach der Formel von Fox — Dr. Charles J. J. Fox, Publications de Circonstance Nr. 41 — das andere Mal nach Jakobsens Angaben — J. P. Jakobsen, Meddelelser fra Kommissionen for Havundersögelser Nr. 8, Kopenhagen 1905 .— Letzteres geschah nur, um den Unterschied der Berechnungsmethode bei unseren Sauerstoffwerten einmal festzulegen und um einen Vergleich mit den Ergebnissen der dänischen »Thor«-Expeditionen im Mittelmeer zu ermöglichen. — Alle späteren Berechnungen der relativen Sauerstoffmenge werden allein nach den Foxschen Tabellen, denen wir größeres Vertrauen schenken, ausgeführt werden.

In den oberen Wasserschichten des Golfes entsprechen die Sauerstoffwerte den natürlichen Bedingungen, d. h. das Wasser ist mit Sauerstoff gesättigt. Da an der Oberfläche dem Wasser stets Gelegenheit gegeben ist, überschüssigen Sauerstoff an die Luft abzugeben, fehlenden aber aus letzterer zu ersetzen, so muß sich ja die relative Sauerstoffmenge der oberen




Figur 3.
Vertikale Sauerstoff-, Temperatur-, Salzgehalt- und Dichteverteilung im Golfe von Neapel. 19. Juni 1913.
Sauerstoff —·—·—·, Temperatur ——, Salzgehalt ·····, Dichte - - - - -.

Wasserschichten immer auf nahezu 100% konstant erhalten. Dieser Ausgleich durch die Luft kann sich aber im Wasser nur insoweit bemerkbar machen, wie es durch Wind, Wellen und Konvektion durchmischt wird. Im Golfe von Neapel reicht diese Durchmischung nicht tief, nicht viel tiefer als bis zu 10 m, wie aus den Dichtewerten zu entnehmen ist, welche

in 10 m erst um 0,05%, in 20 m Tiefe aber schon um 0,73% von der Oberfläche abweichen. Bis zu 10 m Tiefe fanden wir deshalb auch im Golfe am 19. Juni Sauerstoffwerte, die nach den angetroffenen Temperaturen und dem ermittelten Chlorgehalt zu erwarten sind und dem Sättigungspunkte sehr nahe kommen.

Gehen wir aber tiefer, so kommen wir in Wassermassen, die mit Sauerstoff übersättigt sind. Sie befinden sich einer Tiefe von rund 10 bis 60 m. Diese Übersättigung an Sauerstoff kommt durch die Tätigkeit des reichlich entwickelten vegetabilischen Planktons zustande, denn letzteres zerlegt in seinem Chromophyll unter Einwirkung des Lichtes die Kohlensäure, assimiliert davon den Kohlenstoff und gibt den Sauerstoff frei. Da der so erzeugte Sauerstoff weder in gleicher Menge von den tierischen Wesen zur Atmung verbraucht wird, noch durch die im Wasser so langsame Diffusion ausgeglichen werden kann, so muß sich dieses Gebiet der Übersättigung ausbilden und unterhalten.

Ausgeglichen kann es erst werden, wenn vertikale Zirkulationen oder Konvektionsströmungen für Durchmischung mit an Sauerstoff untersättigtem Wasser oder Berührung mit der Luft sorgen, oder wenn das vegetabilische Plankton abstirbt und das tierische die Oberhand bekommt. In rund 50 m Tiefe fanden wir das Maximum der Übersättigung. Die relative Sauerstoffmenge betrug dort 107%.

Verfolgen wir in Figur 3 die Kurve für den relativen Sauerstoffgehalt weiter, so sehen wir eine außerordentlich rasche Abnahme unterhalb dieses Maximums, die erst in 150 m Tiefe, also unterhalb der nach Temperatur- und Salzgehalt festgestellten Grenzschicht, aufhört. Der Sauerstoff wurde in 150 m zu 78% bestimmt. Gehen wir tiefer, so erfolgt das weitere Sinken sehr gleichmäßig und so langsam, daß auch in 400 m Tiefe noch über 70% Sauerstoff gefunden werden. Schon in viel geringeren Tiefen ist an eine Wirkung des Lichtes und deshalb an eine Erzeugung von Sauerstoff durch vegetabilisches Plankton nicht mehr zu denken. Wenn trotzdem der Sauerstoffgehalt in 400 m Tiefe so groß ist, so muß er auf irgendeine Weise diesen Tiefen zugeführt werden. Die Beantwortung dieser Frage muß in späteren Untersuchungen angestrebt werden.

## II. Kapitel.

## Änderungen der physikalischen Verhältnisse des Golfes im Laufe des Sommers.

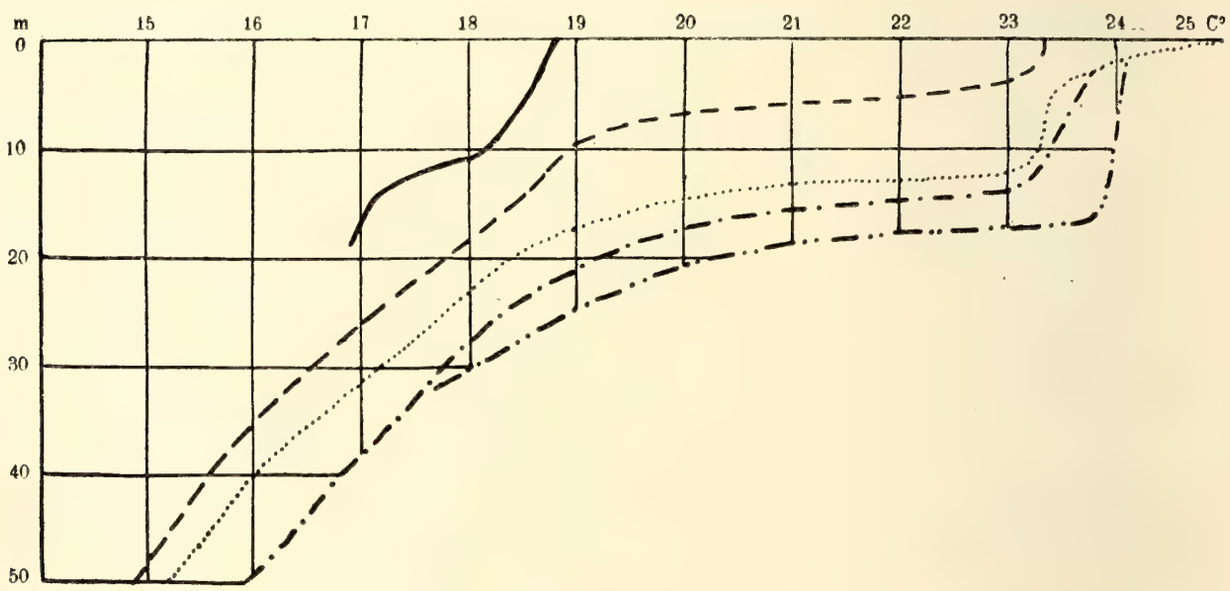
Sobald in der zoologischen Station zu Neapel ständige ozeanographische Untersuchungen in Angriff genommen werden, wird es eine der

ersten Aufgaben sein, durch regelmäßige Ausfahrten die Änderungen der physikalischen Verhältnisse im Laufe des Jahres zu bestimmen. Ist es doch von größtem Interesse und für die Lösung vieler zoologischer Fragen unerläßlich, zu wissen, ob die einzelnen Faktoren einem Jahreszyklus unterworfen sind, wie groß derselbe ist, und wie er sich abspielt. Das Beobachtungsmaterial vom Sommer 1913 versetzt uns in die Lage ein Weniges darüber zu sagen.

## A) Die oberen Wasserschichten.

### a) Die Temperaturveränderung im Laufe des Sommers.

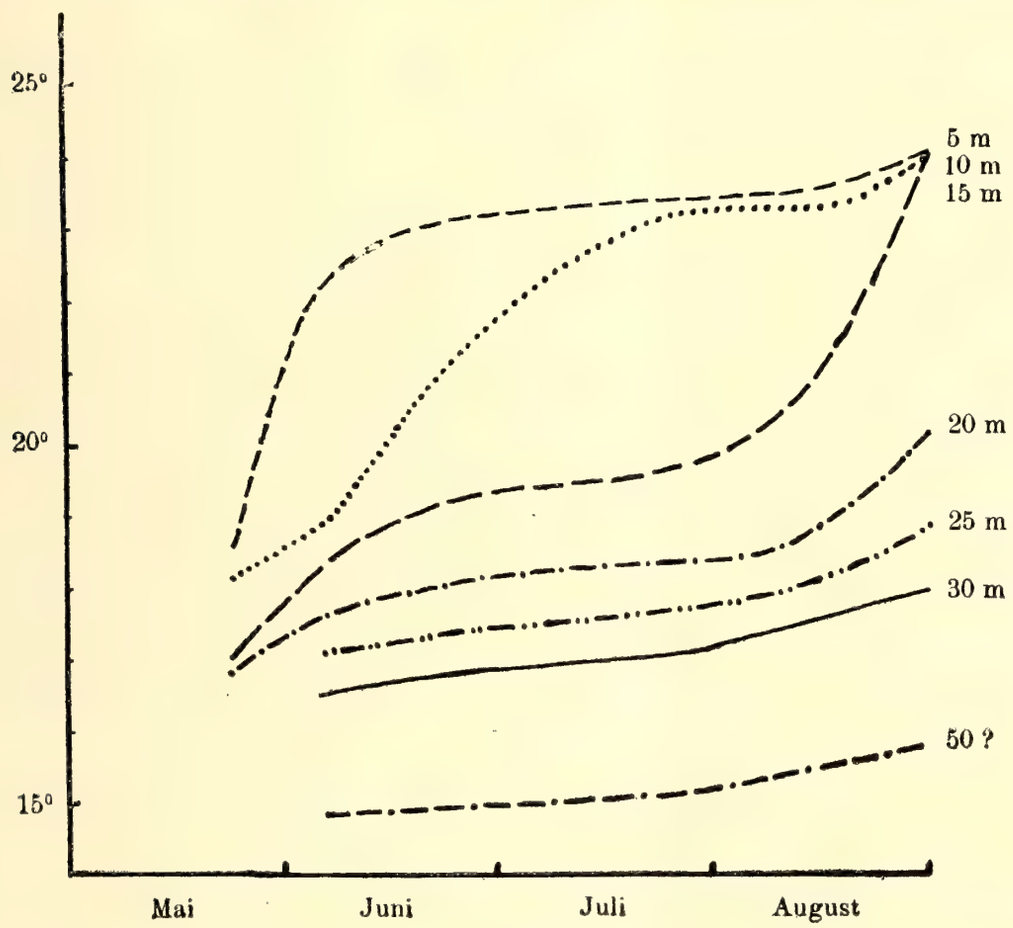
Am ausgeprägtesten sind naturgemäß im Laufe des Sommers die Temperaturänderungen der oberen Wasserschichten. In den Figuren 4




Figur 4.
Die Temperaturveränderung der oberen Wasserschichten im Laufe des Sommers. 22./5. —, 5.—7./6. — — —, 29.—31./7. · · · · ·, 19.—20./8. — · — · —, 29.—30./8. — ·· — ··

und 5 werden die Beobachtungsergebnisse dargestellt. Figur 4 veranschaulicht, wie an den verschiedenen Ausfahrtstagen die Abnahme der Temperatur mit der Tiefe war. Figur 5 zeigt, wie für die einzelnen Tiefen die Temperatur mit der Zeit sich veränderte. Wir entnehmen ihr, daß der Hauptanstieg der Temperatur in 5 m Tiefe Ende Mai, in 10 m Tiefe im Juni, in 15 und 20 m Tiefe erst im August erfolgte. Betrachten wir Figur 4, so sehen wir, daß am 22. Mai die Abnahme der Temperatur mit der Tiefe noch keine sehr große war. Der Unterschied zwischen 0 m und 20 m betrug nur 2° C, und allein durch eine kühlere Nacht (vgl. die Amplitude des täglichen Temperaturganges S. 349) konnte schon, da die Salzgehaltsdifferenzen sehr minimale sind, eine Durchmischung der Wasser-

massen bis in diese Tiefe durch vertikale Konvektion erfolgen. Ganz anders ist das Bild bereits nach 14 Tagen geworden. Eine starke sommerliche Erwärmung hat eingesetzt, so daß die Oberfläche bereits um 4,5° C wärmer geworden ist. In diesem Ausmaße macht sich die Erwärmung aber nur bis rund 4 m Tiefe bemerkbar, nämlich nur so tief, wie fast täglich das Wasser bei etwas Wellengang durchmischt wird. Zwischen 4 und 10 m aber begegnen wir jetzt einem Temperatursprung von 4°, der also nicht mehr durch den täglichen Temperaturgang ausgeglichen wer-



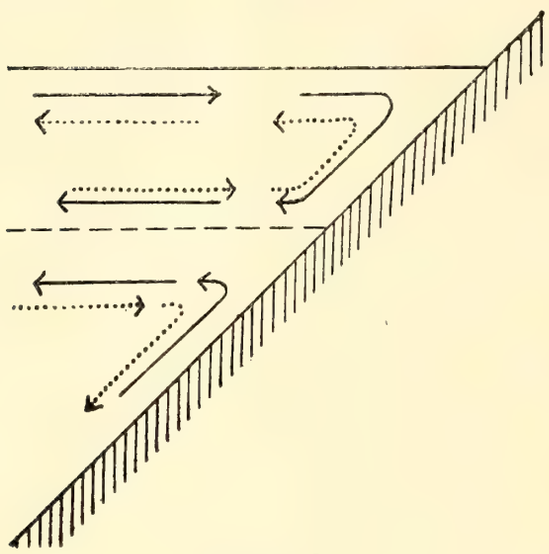

Figur 5.
Temperaturzunahme in den verschiedenen Tiefen während des Sommers.

den kann. Eine vertikale Konvektion kann jetzt nur noch bis 5 m Tiefe reichen.

Interessant ist es nun, zu verfolgen, wie im Laufe des Sommers die Sprungschicht der Temperatur, die Anfang Juni zwischen 5 und 10 m Tiefe liegt, immer tiefer rückt. Ende Juli liegt sie zwischen 12 und 20 m, Ende August bereits zwischen 18 und 25 m Tiefe, wie Figur 4 deutlich erkennen läßt. Die Veranlassung hiervon können kräftige Stürme sein die ja bekanntlich das Wasser bis in diese Tiefen aufrühren und mischen können[1]).

[1]) Vgl. Krümmel, Handbuch der Ozeanographie, Bd. I, S. 381.

Als Hauptursache kommen in unserem Arbeitsgebiet aber wohl vertikale Zirkulationsbewegungen in Betracht, die von J. W. Sandström zuerst experimentell untersucht und seitdem für See und Meer wiederholt bestätigt worden sind[1]). Die ausgezogenen Pfeile der folgenden einfachen Figur 6 zeigen z. B. welche Zirkulationen bei auflandigem Wind — im Golfe herrscht bei normalem Wetter jeden Mittag (ungefähr 10—3 Uhr) ein lebhafter Seewind — in geschichtetem Wasser einsetzen muß. Bei ablandigem Wind ist der Bewegungsvorgang der entgegengesetzte, wie die gestrichelten Pfeile der Figur 6 andeuten. Es ist leicht zu verstehen, daß derartige Strömungsvorgänge die obere warme Schicht in die Tiefe wirken lassen können. Sie erklären auch, wie unterhalb der Sprungschicht in 30—50 m Tiefe eine Erwärmung erfolgen kann (vgl. die gestrichelten Pfeile der Figur 6).



Figur 6.
Vertikale Triftströme nach J. W. Sandström.

Nach unseren Beobachtungen betrug vom 5. Juni bis 30. August die Erwärmung in 30 m Tiefe 1,5° C, in 50 m Tiefe noch 1° C. Oberhalb der Sprungschicht war die Wassersäule meist vollkommen homotherm.

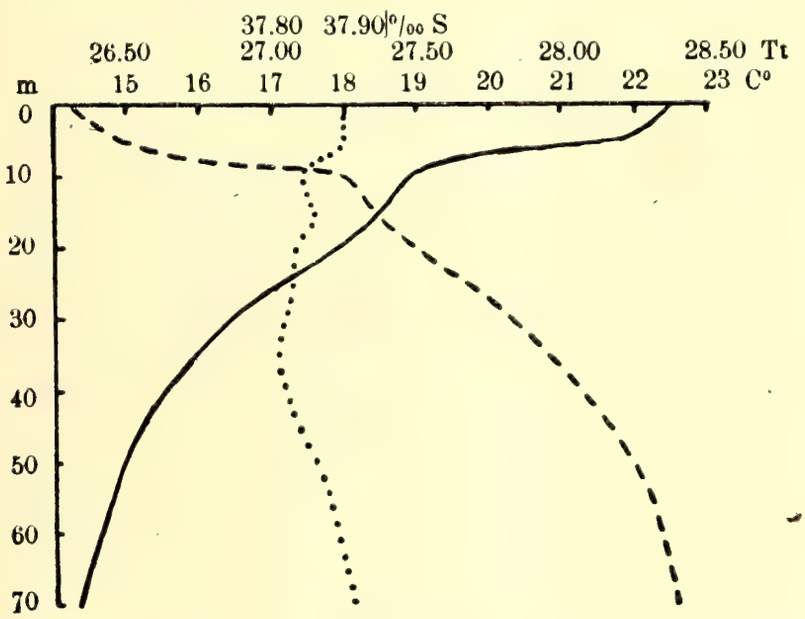
### b) Salzgehaltsänderungen an der Oberfläche im Laufe des Sommers.

Bei allen Beobachtungsstationen vom 5.—7. Juni, die in größerem Abstande vom Lande liegen, zeigte sich die bemerkenswerte Eigentümlichkeit, daß der Salzgehalt an der Wasseroberfläche ein Maximum aufweist. Verfolgt man den Salzgehalt in die Tiefe, so nimmt er unter der Oberfläche zunächst ab und erreicht in rund 25 bis 30 m ein Minimum. Darauf steigt er langsam wieder an. Aber erst in 70 m Tiefe ist der Salzgehalt wieder ebenso groß wie derjenige an der Wasseroberfläche. Als Beispiel dafür möge Station 9 vom 6. Juni dienen, deren Salzgehalt, Temperatur und Dichtewerte uns folgende Figur 7 vor Augen führt. An ihr kann die soeben beschriebene vertikale Salzgehaltsverteilung bestens verfolgt werden.

---

[1]) J. W. Sandström in: Ann. Hydrogr. S. 7ff. 1908. E. M. Wedderburn in: Proc. R. Soc. Edinburgh 1908, Vol. 28, Nr. 1, S. 13.

Die Ursache dieser vertikalen Salzgehaltsverteilung ist die Verdunstung. Bekannt ist ja, daß im ganzen Mittelländischen Meere durch die Verdunstung mehr Süßwasser verloren geht, als durch Niederschläge und Zuflüsse zugeführt wird. Dadurch kommt der gegen den freien Ozean hohe Salzgehalt des Mittelländischen Meeres zustande. Auch in unserem Arbeitsgebiet ist besonders während der warmen Sommermonate die Verdunstung sehr groß und Salzgehalt erhöhend wirksam. Verwunderlich wirkt nur im ersten Augenblick die Tatsache, daß das Wasser mit dem erhöhten Salzgehalt, der doch das spezifische Gewicht größer werden läßt, sich an der Oberfläche hält und sich nicht mit den tieferen Schichten mischt. Der natürliche Grund dafür ist, daß die vertikale Verteilung des




Figur 7.
Temperatur, Salzgehalt und Dichte bei Station 9. 6. Juni 1913.
Salzgehaltsmaximum an der Oberfläche. Salzgehaltsminimum in 35 m Tiefe.

spezifischen Gewichtes nicht durch die geringen Salzgehalt- sondern durch die großen Temperaturunterschiede des Wassers bestimmt wird, wie es Figur 7 bestens erkennen läßt. Der Verdunstung allein ist es also in der warmen Jahreszeit nicht möglich, durch Erhöhung des Salzgehalts an der Oberfläche eine tiefgehende vertikale Konvektion hervorzurufen, und das Salzgehaltsmaximum der Wasseroberfläche bleibt erhalten. In dieser Jahreszeit großer Wärmezufuhr kann der durch die Verdunstung erhöhte Salzgehalt vielmehr allgemein nur so tief sich bemerkbar machen, wie das Wasser durch Windwirkung, d. h. durch Wellen und Oberflächenströmungen und durch nächtliche Abkühlung durchmischt wird.

Anm. Der Einfluß der Temperatur auf die Dichteverteilung ist ganz überwiegend. Sollte z. B. der Temperaturunterschied von 7° C zwischen 0 und 40 m Tiefe auf Station 9

(Figur 7) durch den Salzgehalt aufgehoben werden, so daß labiles Gleichgewicht in dieser Wassersäule eintritt, so müßte der Salzgehalt um rund 2,5‰ an der Oberfläche größer sein. Dagegen verschwindet die beobachtete Differenz von nur 0,1‰.

Wir sind nun in der Lage an Hand unseres Beobachtungsmaterials zu verfolgen, wie sich dieser Verdunstungseinfluß im Laufe des Sommers verändert. Zu diesem Zweck sind aus je sechs Stationen von den Ausfahrten im Anfang Juni und Ende Juli Mittelwerte gebildet worden. Die Stationen sind in der Tabelle angegeben, und ihre Lage ist auf Figur 1 zu überblicken. Dazu kommt ferner noch die Dauerbeobachtung vom 29./30. August, die in größerer Entfernung vom Lande, nämlich inmitten des Golfes, ausgeführt wurde (vgl. Figur 1). Folgende Tabelle bringt die erhaltenen Mittelwerte für den Salzgehalt der Wasseroberfläche und für die Differenz zwischen dem Salzgehaltsmaximum an der Oberfläche und dem Minimum in 25—30 m Tiefe.

Mittelwerte für den Oberflächensalzgehalt und Ausprägung des Salzgehaltsmaximums.

| Datum | Mittel aus den Stationen | Oberflächensalzgehalt | Differenz zwischen Maximum und Minimum | Mittlere Tiefe des Minimums |
|---|---|---|---|---|
| 5./6. Juni | 2, 5, 6, 8, 9, 10 | 37.865 | 0.09 | 30 m |
| 29./30. Juli | I, II, III, IV, V, VI | 37.90 | 0.13 | 25 m |
| 29./30. August | 24stündige Beobachtung | 37.93 | 0.16 | 23 m |

In schönster Weise zeigen die Zahlen, wie die Verdunstung im Laufe des Sommers wirksam ist. Vom Anfang Juni bis Ende Juli ist der Oberflächensalzgehalt um 0,035‰ gestiegen und im darauf folgenden Monat um weitere 0,03‰. In genau dem gleichen Ausmaße steigert sich auch die Differenz zwischen dem Oberflächenmaximum und dem Minimum in einiger Tiefe.

Die Lage des Salzgehaltsminimums hat sich im Laufe des Sommers nach oben verschoben, von 30 m Tiefe Anfang Juni ist es Ende August bis auf 23 m Tiefe gestiegen. Der natürliche Grund dieser Erscheinung ist, daß, wie im vorigen Abschnitt behandelt wurde, sich im Laufe des Sommers durch große Temperaturgegensätze eine obere Wasserschicht von einer unteren trennt, die beide für sich getrennte Zirkulationsströmungen besitzen. Der Salzgehalt wird durch diese von der Temperatur hervorgerufene Trennung mit beeinflußt, und so kommt es, daß Ende August die Lage des Salzgehaltsminimums genau mit der Sprungschicht zusammenfällt. Beide sind in 22—23 m Tiefe.

Interessant und wichtig für einige biologische Fragen wird es sein, diese Salzgehaltsveränderungen des Oberflächenwasser, die wir bisher nur für drei Sommermonate überblicken, durch einen ganzen Jahreszyklus zu verfolgen. Es muß festgestellt werden, wie groß überhaupt die jährlichen Salzgehaltsänderungen sind, welche ja nicht nur durch Verdunstung, sondern in viel höherem Maße durch die Regenperiode, großen Wasserreichtum der Zuflüsse und die winterliche Abkühlung hervorgerufen werden. Z. B. wird die Abkühlung der Oberschichten im Winter vertikale Konvektionsströmungen hervorrufen und so in einer bestimmten Jahreszeit das sommerliche Salzgehaltsmaximum vollkommen vernichten.

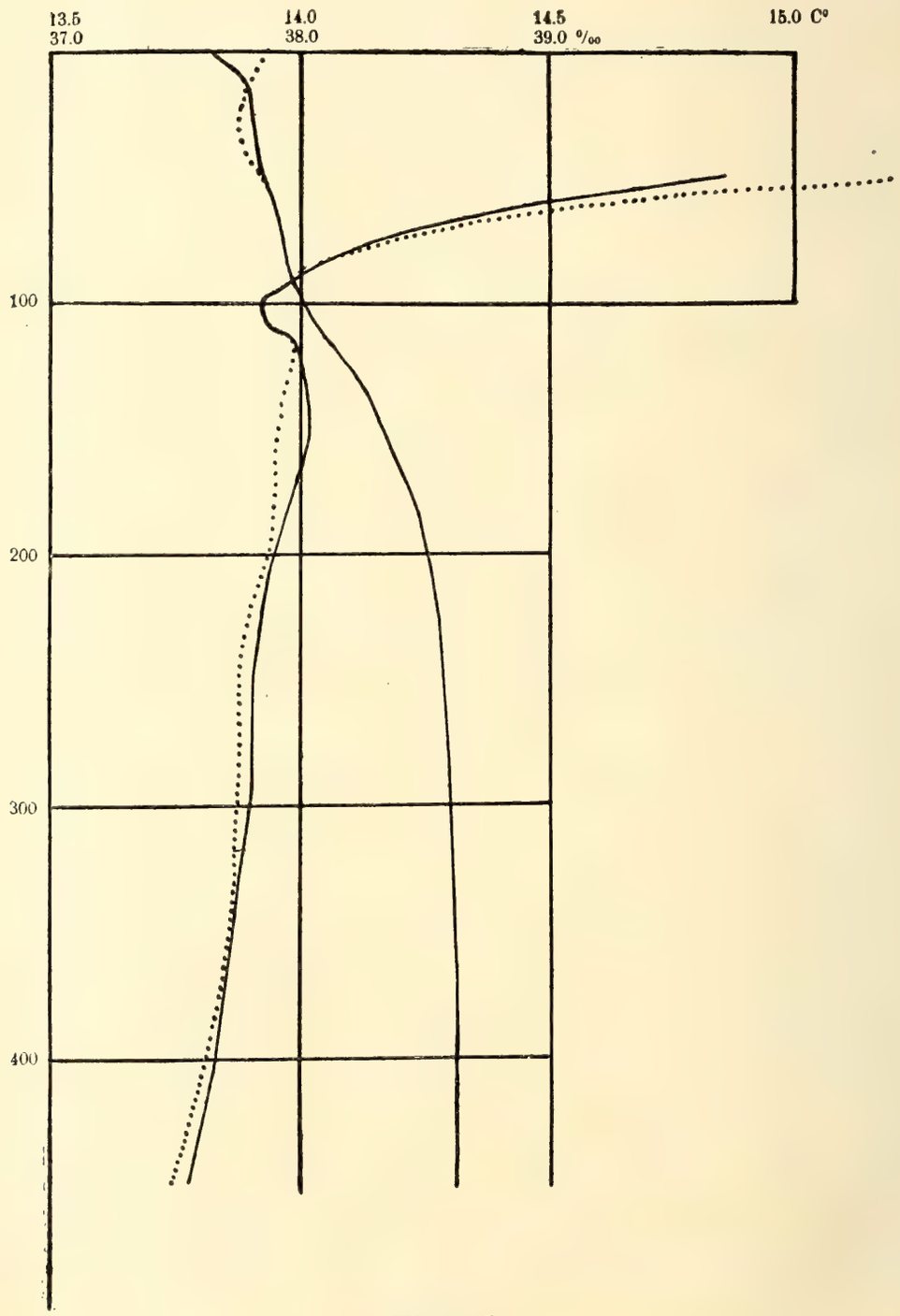
Am Eingang dieses Abschnittes wurde betont, daß zur Bestimmung des Salzgehaltsmaximums an der Oberfläche Stationen ausgewählt wurden, die in größerer Entfernung vom Lande liegen. Dies mußte geschehen, weil in Ufernähe sich die, wenn auch geringe, Süßwasserzufuhr bemerkbar machte, welche naturgemäß der Entstehung eines oberflächlichen Salzreichtums entgegenarbeitet und es für ufernahe Stationen oft ganz verschwinden ließ. In einem späteren Abschnitt wird auf die Süßwasserzufuhr und die durch sie hervorgerufenen horizontalen Salzgehaltsunterschiede im Golfe näher eingegangen werden.

### B) Die Veränderungen in den Tiefen.

Sollen jahreszeitliche Veränderungen der physikalischen Verhältnisse in den Tiefen des Golfes abgeleitet werden, so dürfen nicht willkürlich einzelne zeitlich getrennte Stationen miteinander verglichen werden. Die Untersuchungen am 5.—7. Juni lehrten vielmehr, daß beträchtliche örtliche Unterschiede im Golfe vorhanden sein können. Zum Studium der Änderungen in den Tiefen liefern uns daher nur die beiden mehrtägigen Ausfahrten vergleichbares Material, indem die Beobachtungsdaten entsprechender Stationen von beiden Ausfahrten zu Mittelwerten vereinigt werden. Die Ergebnisse, die durch Zusammenfassung der Stationen 9, 11 und 12 vom 5.—6. Juni (vgl. Figur 1) und der Stationen I, II und IV vom 29.—30. Juli erzielt wurden, bringt die folgende Figur 8. Die ausgezogenen Linien entsprechen den Verhältnissen Anfang Juni, die punktierten Linien den Verhältnissen Ende Juli.

Die nicht ganz zwei Monate auseinander liegenden Beobachtungen zeitigen folgende Ergebnisse. Der Salzgehalt von 50 bis 450 m Tiefe ist vollkommen unverändert geblieben. Die Temperatur der Wassersäule hingegen zeigt Veränderungen an, welche aber nicht von der Oberfläche bis zum Boden gleichartig sind. Vielmehr ist von 0 bis rund 100 m Tiefe

das Wasser wärmer geworden, von 100 bis 450 m Tiefe aber ist eine Abkühlung eingetreten. Daß die oberen Schichten im Laufe des Sommers wärmer werden, ist selbstverständlich und im Teil »A« dieses Kapitels




Figur 8.
Temperatur- und Salzgehaltsveränderungen bis 450 m von Anfang Juni bis Ende Juli. Mittelwerte der Stationen 9, 11 und 12 (5.—6. Juni) ——. Mittelwerte der Stationen I, II und IV (29.—30. Juli) ·····

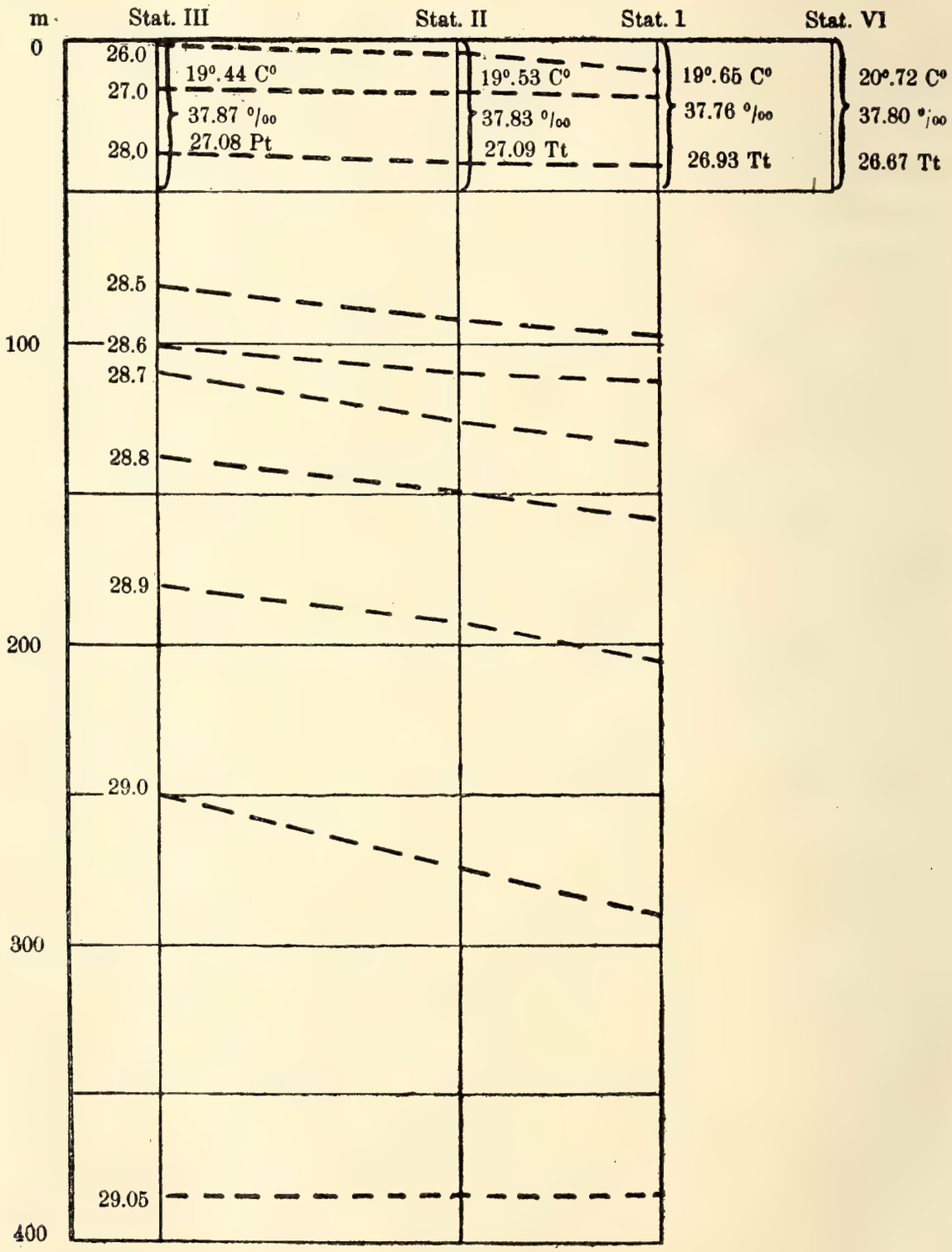
ausführlich behandelt worden. Die Abkühlung unterhalb 100 m kann allein dadurch erfolgt sein, daß das dort gewesene Wasser durch kühleres ersetzt worden ist, welches entweder aus der größeren Tiefe oder von der

offenen See gekommen sein kann. Um diese Beobachtungstatsachen erklären zu können, ist also folgende Frage zu lösen: Welche Ursache gibt es, die die wärmeren Wassermassen verschwinden und durch kühlere ersetzen läßt?

Die Antwort darauf ist einfach. Im Sommer wird das Land bedeutend schneller und stärker erwärmt als die freie See. Das Meer in Landnähe wird vom Festland stark beeinflußt. Deshalb nimmt auch das Küstenwasser höhere Sommertemperaturen an, als das landferne Wasser. Im vorigen Abschnitt sahen wir ferner, daß in Ufernähe die Wärme schneller eindringen und sich einer größeren Wasserschicht mitteilen kann, weil sie nicht, wie auf See, allein durch Wellenwirkung, sondern auch von den durch das Ufer ermöglichten vertikalen Zirkulationsströmungen in die Tiefe befördert wird (vgl. Figur 6). Im Sommer bildet sich also an der Küste eine wärmere, d. h. auch leichtere Oberschicht aus als auf See. Die Folge davon ist, daß sich dieses leichte Oberflächenwasser von der Küste fort über die Meeresoberfläche ausdehnt. Und um diesen Wasserverlust in den Oberschichten zu ersetzen, muß an der Küste Wasser aufsteigen und in der Tiefe von der See her Wasser nach der Küste vordringen.

Entsprechen die soeben auf Grund von Figur 8 gemachten Ableitungen der Wahrheit, so müssen sich die genannten Wasserbewegungen auch aus der Dichteverteilung folgern lassen, d. h. es müssen tatsächlich die Isodensen auf der See höher liegen als am Ufer. Um dieser Frage näher zu treten, eignet sich bestens das Beobachtungsmaterial von unserer Ausfahrt am 29.—31. Juli. Es gelang mir nämlich am 30., die Besatzung zu bewegen, sich mit dem alten Dampfer etwas weiter vom Lande zu entfernen und bis zur Station III hinauszuwagen. Durch Verbindung der Stationen VI, I, II und III ist es nun möglich, sich durch das Wasser einen Schnitt vom Lande nahezu senkrecht auf die See hinaus zu konstruieren. Figur 9 bringt uns die interessanten Ergebnisse. In ihr ist die Dichteverteilung vom Lande nach der See hinaus dargestellt; außerdem ist für die Wassersäule von 0 bis 50 m Tiefe einer jeden Station die mittlere Temperatur, der Salzgehalt und die Dichte eingetragen. Unsere Erwartungen werden vollauf bestätigt. In der oberen Schicht bis zu 50 m Tiefe ist das Wasser bei Station III bereits um 1,3° C kälter als bei der landnahen Station VI und $\sigma t$ ist draußen um 0,4 größer. Allgemein steigen die Isodensen nach der See zu an. So liegt z. B. die von $\sigma t = 29{,}0$ bei Station III in 250 m Tiefe, bei Station I in 290 m Tiefe, also bei der ersteren um volle 40 m höher. Das Gleichgewicht ist also gestört und, um es auszugleichen, d. h. um die Isodensen horizontal zu stellen, ist es nötig, daß das Oberflächenwasser sich nach der See zu ausbreitet, und das Tiefen-

wasser sich zum Lande hinbewegt. Durch diese Beobachtungen erhalten wir also die volle Bestätigung der Wasserzirkulation, die wir oben aus den Temperaturänderungen im Laufe des Sommers ableiten mußten. Dieselbe




Figur 9.
Dichteverteilung in einem vertikalen Schnitt von der Küste zur See.
29.—30. Juli 1913.

wird eingeleitet durch die ungleiche Wärmezufuhr, die das Wasser in Landnähe und auf See erhält.

Bei all diesen Betrachtungen müssen wir uns aber wohl vergegen-

wärtigen, daß unser Beobachtungsmaterial noch allzusehr lokal beschränkt ist. Will man vollkommen zuverlässige Ergebnisse erzielen, so wäre es nötig, nicht nur diesen einen Schnitt, sondern mehrere zu betrachten, die gleichzeitig nordwestlich und südöstlich von Neapel zu den verschiedenen Jahreszeiten aufgenommen werden müßten. Erst dann kann man wissen, ob man es nach mehreren Monaten im Golfe noch mit denselben Wassermassen zu tun hat, die sich nur verändert haben, oder ob ganz anderes Wasser an Stelle des alten getreten ist. Ferner müssen die Schnitte auch noch weiter auf See hinaus ausgedehnt werden. Diese Erweiterung der Arbeiten ist unerläßlich, um untersuchen zu können, ob die schräge Lage der Isodensen nicht etwa auf eine Strömung zurückzuführen ist, die an der Küste entlang geht. Eine solche könnte nach der Bjerknessischen Theorie, wenn sie von Süden nach Norden geht, die von uns beobachtete Einstellung der Isodensen gleichfalls bewirken.

## III. Kapitel.

## Änderungen der physikalischen Verhältnisse im Laufe eines Tages oder einiger Stunden.

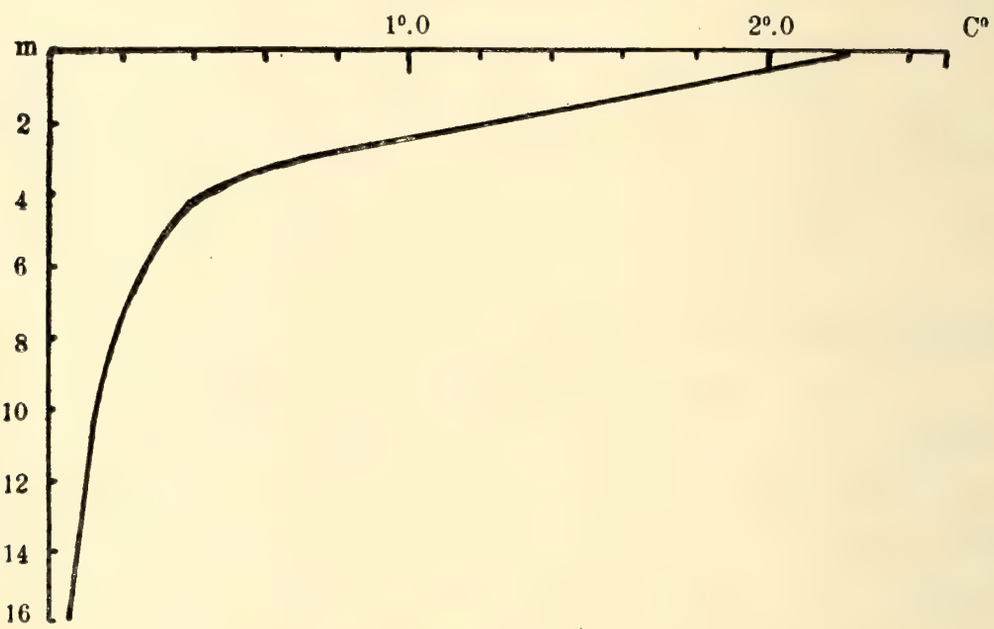
Neben den Veränderungen der physikalischen Verhältnisse, die sich in langen Zeiträumen, im Laufe von Monaten bzw. im Laufe des Jahres abspielen, gibt es auch solche, die innerhalb viel kürzerer Zeiträume vor sich gehen. Es gibt periodische Schwankungen und aperiodische Störungen, die sich im Laufe eines Tages oder einiger Stunden vollziehen. Von ihnen soll in diesem Kapitel gesprochen werden.

### A) Der tägliche Temperaturgang des Wassers.

Um eine Vorstellung davon zu bekommen, welchem konstanten täglichen Temperaturwechsel die oberflächlich lebenden Formen eigentlich unterworfen sind, interessierte es Zoologen und Biologen, zu erfahren, wie groß die täglichen Temperaturschwankungen des Wassers im Golf von Neapel sind. Deshalb benutzte ich bei den Ausfahrten meist die tieferen Stationen, die uns für zwei bis drei Stunden am gleichen Ort verweilen ließen, um zu Beginn und Schluß der Tiefenserie die Temperatur der Wasseroberfläche zu messen. Wenn auch so nur Bruchteile von der ganzen täglichen Periode bestimmt werden konnten, sind diese Beobachtungen trotzdem von einigem Wert, denn sie lassen je nach der Witterungslage Verschiedenheiten und Abweichungen von dem normalen täglichen Gang erkennen. Von der ganzen 24stündigen Periode aber konnte ein Überblick durch die beiden Dauerbeobachtungen, die vom 19. bis 20. August

im Golfe von Pozzuoli und vom 29. bis 30. August mitten im Golf von Neapel ausgeführt wurden, gewonnen werden. Beidemal lag der »Johannes Müller« 24 Stunden vor Anker, das erste Mal bei 78, das zweite Mal bei 175 m Wassertiefe. Aus diesen vielstündigen Beobachtungen läßt sich also nicht nur die tägliche Amplitude der Temperatur für die Wasseroberfläche ableiten, sondern die Messungen geben auch darüber Aufschluß, wie tief und in welchem Ausmaß der tägliche Temperaturgang in das Wasser eindringt.

Vereinigt man die beiden 24stündigen Beobachtungen aus dem August, so ergibt sich, daß die Amplitude an der Wasseroberfläche 2,2° C




**Figur 10.**
**Abnahme der täglichen Temperaturschwankung mit der Tiefe.**

beträgt. Die gleichzeitigen Messungen für die Tiefen von 2,5, 10, 15, 20 m ergeben eine Abnahme dieser Amplitude mit der Tiefe, die in beistehender Tabelle angegeben ist und in Figur 10 veranschaulicht wird.

Die Amplitude der täglichen Temperaturschwankungen im August 1913[1]).

| Tiefe | 0 | 2 | 5 | 10 | 15 | 20 m |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Amplitude in ° C | 2,2 | 1,2 | 0,3 | 0,15 | 0,07 | 0,0 |

[1]) Interessant ist ein Vergleich dieser Werte aus dem Golfe mit denen, die im August 1910 für die Nordsee gefunden wurden. Die ermittelten Zahlen sind

| Tiefe | 0 | 5 | 10 | 20 m |
|---|---|---|---|---|
| Amplitüde des tägl. Temperaturganges | 0,37 | 0,15 | 0,05 | 0,04 |

Der Unterschied ist dadurch zu erklären, daß wir es bei der Nordsee mit einem durch lebhafte Strömungen und Seegang stark durchmischten Gebiet zu tun haben. Vgl. F. Wendicke, Hydrogr. Untersuchungen auf den deutschen Feuerschiffen der Nordsee 1910/11.

Die Abnahme der Amplitude ist in den oberen Schichten eine recht beträchtliche, denn in 2 m Tiefe beträgt sie nur noch rund die Hälfte, in 4 m Tiefe nur noch ein Viertel von dem Werte für die Oberfläche. In 4—5 m Wassertiefe ändert aber die Kurve von Figur 10 ihren Lauf und zeigt an, daß die Abnahme der Amplitude unterhalb dieser Grenze bedeutend geringer ist. Erst in rund 20 m Tiefe ist ihr Wert verschwindend klein geworden und aus unseren Beobachtungen nicht mehr nachweisbar[1]).

Es muß noch einmal betont werden, daß die obigen Zahlen Mittelwerte aus zwei 24stündigen Beobachtungsreihen vom August sind, die nicht ohne weiteres auf andere Monate zu übertragen sind. Auch gelten sie nur für Golfwasser, das mindestens 1 Kilometer von der Küste entfernt und über 50 m tief ist. In seichtem Wasser und in der Uferregion kann man ganz anderen Werten begegnen, die bei späterer Gelegenheit für einige abgeschlossene Grotten mit ganz eigenartiger, von der übrigen stark abweichender Flora bestimmt werden sollen.

Wir wollen uns mit der obigen einfachen Angabe der im August ermittelten Zahlenwerte begnügen. Eine eingehende Diskussion der Frage, welche Faktoren den Verlauf der obigen Kurve bestimmen, erfolgt besser erst, wenn aus mehr als unseren bisherigen zwei Serienbeobachtungen Mittelwerte bestimmt worden sind.

Interessant ist jedenfalls, daß nach den neuen photometrischen Messungen von Ewald und Grein[2]) die Absorption der Strahlen maximaler Wärmeenergie eine ganz ähnliche Abnahme mit der Tiefe zeigt, wie unsere Amplitude der Tagesschwankungen. Grein gibt für Orangegelb folgende Werte.

Lichtabfall nach der Tiefe zu, ausgedrückt in Tausendteilen der in 1 Meter vorhandenen Lichtmenge.

| Tiefe in m | 1 | 5 | 10 | 20 | 50 |
|---|---|---|---|---|---|
| | 1000 | 22.5 | 2 | 1.2 | 0.032 |

Ein gewaltiger Sprung liegt also auch hier zwischen 1 und 5 m Tiefe, wohingegen der Lichtabfall zwischen 5 und 20 m sehr viel geringer ist. Aber, wie gesagt, erst wenn längere Beobachtungsreihen vorliegen, wird man an die Aufgabe gehen können, die Wirkung von Wärmestrahlung

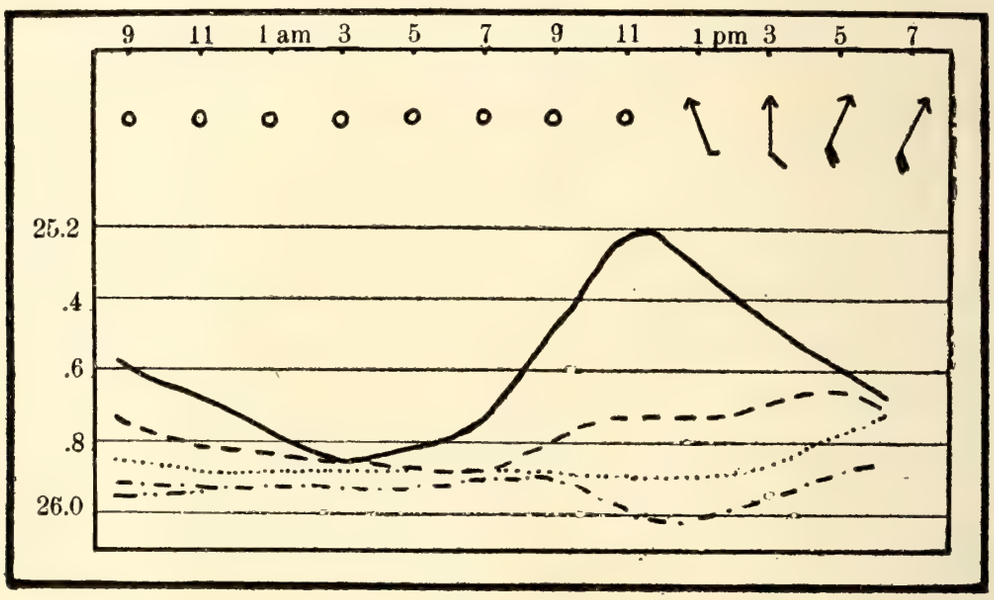
---

[1]) Die Wärmemenge, die nach den gefundenen Amplituden im Laufe des Tages vom Wasser aufgenommen und wieder abgegeben wird, beträgt für 1 qcm der Oberfläche rund 350 g Kalorien.

[2]) Klaus Grein, Untersuchungen über die Absorption des Lichts im Seewasser, Ann. Inst. Océanogr., Tome 5, Fasc. 6, Paris 1913.

und Leitung, vom Wind und der durch ihn erzeugten Wellen und Strömungen und der durch die nächtliche Erkaltung verursachten vertikalen Konvektion zu bestimmen. Für die Windwirkung am Tage und die Konvektion während der Nacht wollen wir ein Beispiel bringen.

Bemerkenswert für den täglichen Temperaturgang im Golfe von Neapel ist, daß die maximale Temperatur an der Wasseroberfläche schon sehr früh, nämlich meist bald nach $11^h$ a. m., eintritt. Um diese Zeit nämlich beginnt bei normaler Witterung der frische Seewind, der das vorher oft spiegelglatte Wasser aufrührt. Das bereits stark erwärmte Oberflächenwasser wird mit den kühleren, darunter liegenden Schichten ge-




Figur 11.
Spezifische Gewichtsveränderungen verschiedener Tiefen am 19.—20. August 1913.
0 m —, 2 m – – –, 5 m ·····, 10 m —·—·—·, 20 m —··—··—··

mischt und abgekühlt. Beistehende Figur 11, in der der Gang des spezifischen Gewichtes für verschiedene Tiefen während der 24stündigen Beobachtung am 19.—20. August 1913 eingetragen ist, bringt uns diesen Vorgang bestens zur Anschauung. Der Gang des spezifischen Gewichtes entspricht nämlich fast dem der Temperatur[1]). Wir sehen in der Fig. 11 wie das spezifische Gewicht der Wasseroberfläche größer wird, sobald der Wind einsetzt, d. h. sobald die Mischung mit den darunter liegenden

[1]) Einer Temperaturänderung von 2,2°, die wir als Tagesamplitude des Oberflächenwassers ermittelten, entspricht eine Veränderung von $\sigma t$ um 0,66 (vgl. Fig. 11). Der gleichzeitig bestimmten maximalen Salzgehaltsänderung des Oberflächenwassers von 0,13‰ entspricht im $\sigma t$ nur eine Änderung von 0,10.

kühleren Schichten erfolgt. (Da der Salzgehalt der darunter liegenden Schichten geringer ist — vg. S. 343 und Figur 7 —, so ist die Erhöhung des spezifischen Gewichts in unserem Falle also lediglich durch die Temperatur verursacht.) Für die tieferen Schichten hat der Wind, der am Nachmittag des 20. August immer stärker wurde (vgl. Fig. 11) natürlich zur Folge, daß ihr spezifisches Gewicht verringert wird, denn sie werden ja mit den wärmeren Oberschichten gemischt und nehmen eine höhere Temperatur an. So kommt es, daß an diesem Beobachtungstage das Wasser in 2 m Tiefe bis um $5^h$ p.m. in 5 und 10 m Tiefe bis um $7^h$ p.m. wärmer und damit leichter wird. Die Windverhältnisse am 20. August sind aber keine normalen, und erst Beobachtungen während normaler Witterungsverhältnisse können zeigen, wieviel durch den Wind das Temperaturmaximum an der Oberfläche verfrüht, in den tieferen Schichten verzögert wird.

Sehr oft hatte ich während des Sommers in Neapel Gelegenheit, zu beobachten, daß dem lebhaften Seewinde am Tage, des Nachts kein ebensolcher Landwind folgt. Vielmehr waren die Nächte oft vollkommen windstill. Der Durchmischung der Wassermassen, die am Tage stattfindet, entspricht also keine gleichstarke Durchmischung während der Nacht. Am Tage wird durch den Wind die eingestrahlte Wärmemenge von der Oberfläche in größere Tiefen transportiert und so davor geschützt, des Nachts wieder ausgestrahlt zu werden. Die nächtliche Ausstrahlung bleibt, da sie nicht vom Wind begünstigt wird, mehr oberfächlich beschränkt. Freilich kann durch Erkaltung des Oberflächenwassers in der Nacht vertikale Konvektion, und sonst auch ein vertikaler Austausch der Wassermassen erfolgen. Figur 11 zeigt uns z. B., wie während der Nacht bis 10 m Tiefe im spezifischen Gewicht fast keine Differenzen mehr sind. Auch die tieferen Schichten müssen also nachts Wärme abgeben. Die vertikale Konvektion und die durch die sie erzeugte Wärmeabgabe der tieferen Schichten wäre aber naturgemäß sehr viel stärker ausgeprägt, wenn ein lebhafter, kühler Landwind das Wasser aufrühren würde. Es ergibt sich also für den Golf eine erhöhte Aufnahmefähigkeit für die Wärme am Tage, gegenüber einer nur geringen Möglichkeit der Wärmeabgabe während der Nacht. Im Golf von Neapel wird also die Erwärmung der oberen Wasserschichten im Sommer stark begünstigt, und die notwendige Folge davon ist, daß das Oberflächenwasser aus dem Golf abströmen muß, nach Gegenden, in denen die sommerliche Erwärmung geringer ist. Daß dies tatsächlich der Fall ist, konnten wir S. 349 nachweisen.

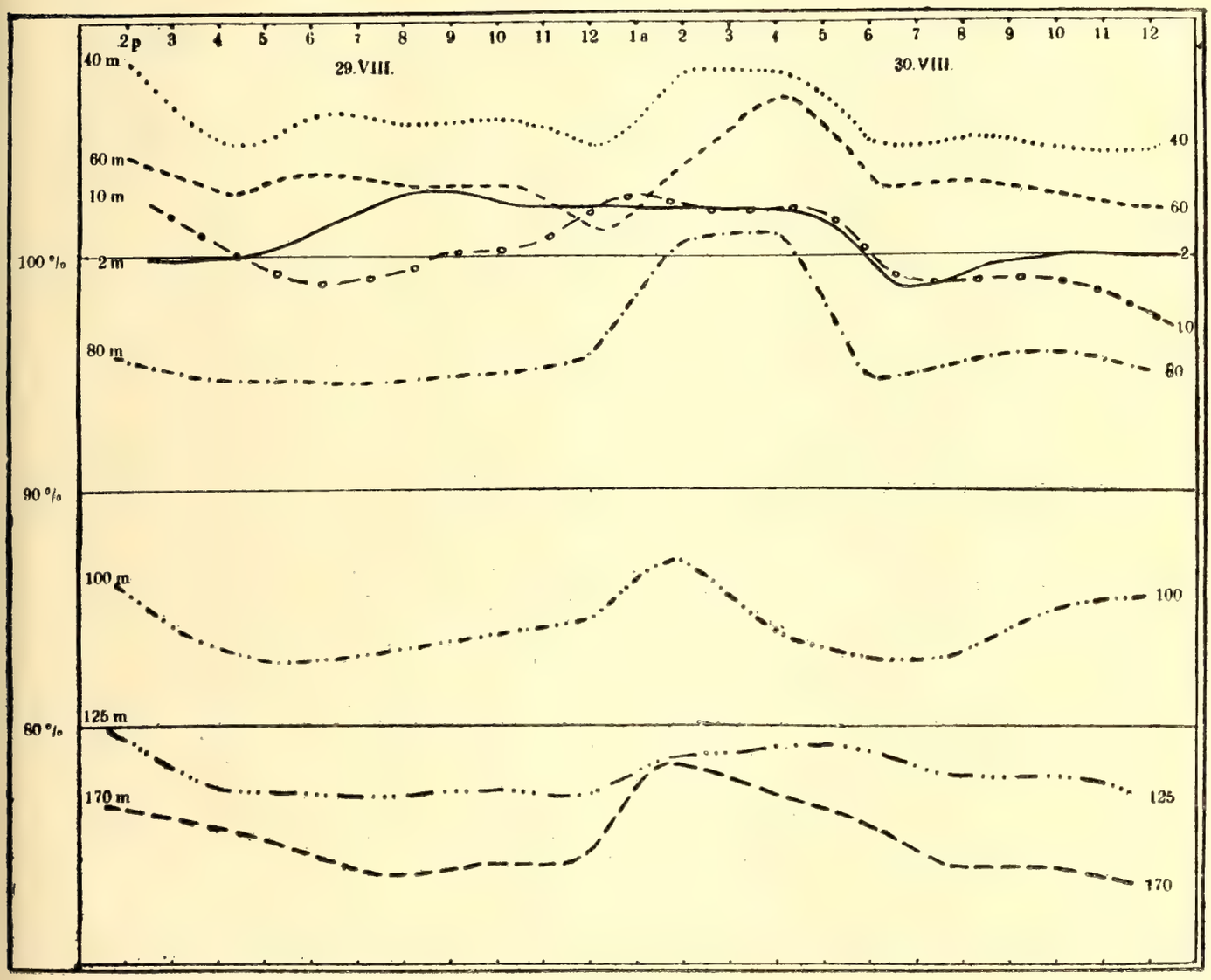
## B) Andere Änderungen der physikalischen Verhältnisse in kurzer Zeit. Sauerstoffschwankungen.

An den Tagen, an denen mehrere Stationen genommen wurden, zeigten sich verschiedentlich Unterschiede. So schwankte am 5.—7. Juni das Temperaturminimum (vgl. S. 334) an den verschiedenen Stationen zwischen 100 und 130 m Tiefe, ferner lag am 29.—31. Juli die ausgeprägte Sprungschicht (vgl. S. 341) bald höher, bald tiefer. Nun sind diese Messungen ja örtlich und zeitlich getrennt, und wir sind nicht in der Lage zu entscheiden, ob die Unterschiede örtliche waren oder ob hier zeitliche Änderungen vorlagen. An Hand unseres bisherigen Beobachtungsmaterials ist es nicht möglich, nachzuweisen, ob an den Grenzschichten Schwankungen und Wellenbewegungen stattfanden, die die Lage der Grenze veränderte. Um derartige intermediäre Wellen nachweisen zu können, wäre es nötig, an ein und derselben Station fortlaufende Beobachtungen in ein und derselben Tiefe anzustellen.

Ganz eigenartige Ergebnisse haben die 24stündigen Sauerstoffuntersuchungen am 29. bis 30. August gezeitigt. Folgende Figur 12 stellt dar, wie sich der Sauerstoffgehalt der verschiedenen Tiefen im Laufe von 24 Stunden verhielt. Die Messungen, nach denen die Kurven konstruiert wurden, enthält die Tabelle im Anhang. Sie sind also in Zwischenräumen von rund 2 Stunden genommen worden.

Nach den Beobachtungen treten, wie die Figur 12 zeigt, im Sauerstoffgehalt des Wassers gleichzeitig von 10 bis 170 m Tiefe, d. h. von der Oberfläche bis zum Boden, Veränderungen auf. Nach der Gleichartigkeit, mit der diese Schwankungen in allen Tiefen stattfinden, ist es unmöglich, daß sie auf Beobachtungsfehler zurückzuführen sind. Einwandfrei ist der Figur 12 zu entnehmen, daß in allen Tiefen (wir sehen hier ab von den Beobachtungen in 2 m, auf die wir später eingehen werden) am 29. August der Sauerstoff um $4^h$ p. m. geringer war, als um $2^h$ p. m. und zwar um 3%. Allgemein ist ferner eine Sauerstoffwelle am 30. August zwischen $0^h$ a. m bis $6^h$ p. m. Während dieser Stunden steigt und fällt der Sauerstoff der ganzen Wassersäule um den beträchtlichen Wert von 4%. Für diese eigenartigen Sauerstoffschwankungen, die in gar keinem Zusammenhange mit den gleichzeitig beobachteten Temperatur- und Salzgehaltsveränderungen stehen (vgl. beistehende Tabelle; für 100, 125 und 170 m Tiefe liegen überhaupt keine Temperatur- oder Salzgehaltsveränderungen vor), können wir zurzeit noch keine Erklärung geben. Es ist unbedingt erforderlich, diese Erscheinungen im Verein mit biologischen Untersuchungen weiter zu verfolgen.

In Figur 12 ist auffällig, daß die Sauerstoffkurve für 2 m Tiefe einen von allen übrigen Kurven (von 10 bis 170 m Tiefe) abweichenden Verlauf hat. Danach ist anzunehmen, daß der Sauerstoffgehalt in den obersten Wasserschichten noch anderen Veränderungen unterworfen war, die sich mit dem Gang der übrigen Schichten kombinierten und so einen ganz abweichenden Verlauf der Kurve verursachten. Es lag also nahe, die

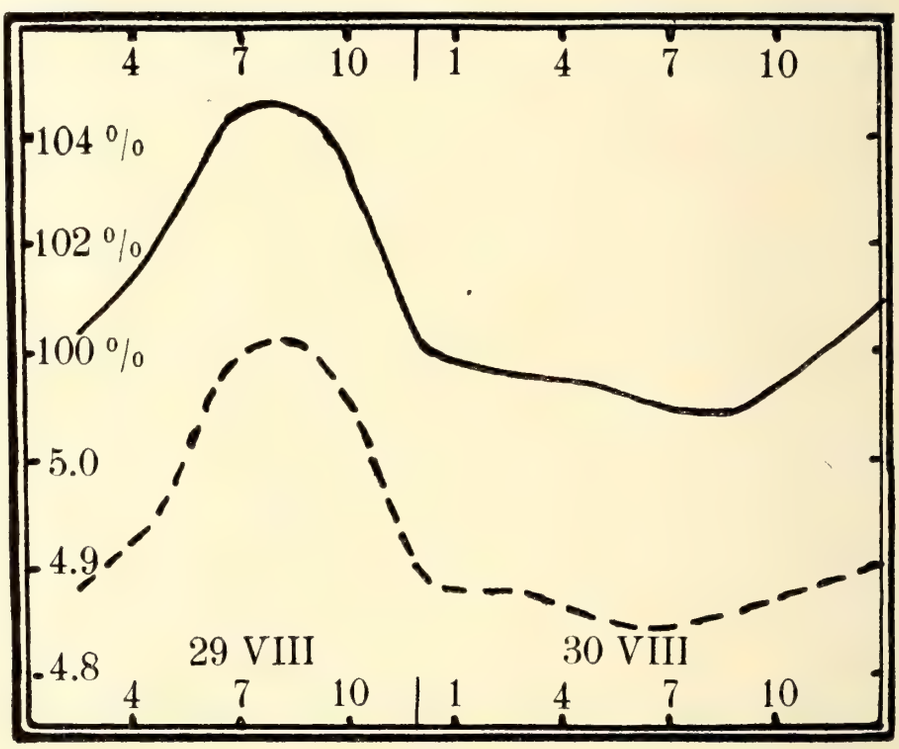



Figur 12.
Sauerstoffschwankungen verschiedener Tiefen vom 29. August 1h p.m. bis 30. August 1h p.m.

allen übrigen Tiefen gemeinsamen Schwankungen aus den Werten von 2 m zu eliminieren. Dazu wurden die Zahlen aus 10 m Tiefe benutzt, ihre Abweichungen vom Mittelwert bestimmt, und diese Abweichungen als Korrektur mit entgegengesetztem Vorzeichen an die Werte für 2 m angebracht. Das interessante Ergebnis bringt beistehende kleine Figur 13.

Nach Elimination der allen Tiefen gemeinsamen Schwankungen zeigt der Sauerstoffgehalt in 2 m Tiefe einen täglichen Gang. Bei Sonnen-

untergang hat der Sauerstoffgehalt am Abend des 29. August ein Maximum erreicht. Das Wasser in 2 m Tiefe besitzt um diese Zeit eine Übersättigung von 3%. Das ist natürlich, denn unter Einwirkung des Lichts war das vegetabilische Plankton tagsüber Sauerstoff erzeugend tätig. Mit Sonnenuntergang hört es aber auf, in diesem Sinne zu wirken; vielmehr beginnt es jetzt im Dunkeln gemeinsam mit dem animalischen Plankton Sauerstoff zu verbrauchen. Der Sauerstoffgehalt in Figur 13 nimmt auch wirklich bei eintretender Dunkelheit rasch ab. Von 1 Uhr nachts an wird aber plötzlich die Abnahme sehr viel geringer. Eine Erklärung hierfür liegt nahe. S. 353 und Figur 11 sahen wir, daß gerade während




**Figur 13.**
**Täglicher Sauerstoffgang in 2 m Tiefe 29.—30. August 1913.**
**Relative Menge ——, absolute Menge - - - -.**

dieser Stunden in der Nacht die durch die Abkühlung der Oberfläche erzeugte vertikale Konvektion einsetzt und bis in diese Tiefe wirkt. Es findet also ein Wasseraustausch mit der Oberfläche statt, und an der Oberfläche ist dem Wasser stets Gelegenheit gegeben, durch Aufnahme oder Abgabe von Sauerstoff an die Luft, Unter- oder Übersättigung auszugleichen. — Mit dem beginnenden Tag, d. h. sobald die Lichtwirkung wieder eingreift, fängt auch der Sauerstoffgehalt unserer Figur wieder an zu steigen.

In der Figur 13 ist durch die gestrichelte Linie auch der beobachtete absolute Sauerstoffgehalt eingetragen. Er weist genau den gleichen Gang

auf wie der relative. Die Schwankungen sind also nicht auf Veränderungen der Temperatur und dadurch hervorgerufene Änderungen des Absorptionskoeffizienten zurückzuführen.

Unsere 24stündige Beobachtung vom 29. bis 30. August hat also ergeben, daß der Sauerstoffgehalt des Wassers einer täglichen Schwankung von nahezu 6% unterworfen war. Daraus ergaben sich für die Zukunft mehrere Aufgaben: diese Schwankungen durch weitere Beobachtungen zu belegen, sie nicht nur für 2 m, sondern für die ganze Oberflächenschicht von 0 bis 10 m Tiefe zu studieren und das Ausmaß der Schwankung mit gleichzeitigen quantitativen Untersuchungen vom vegetabilen und animalischen Plankton zu vergleichen.

## IV. Kapitel.

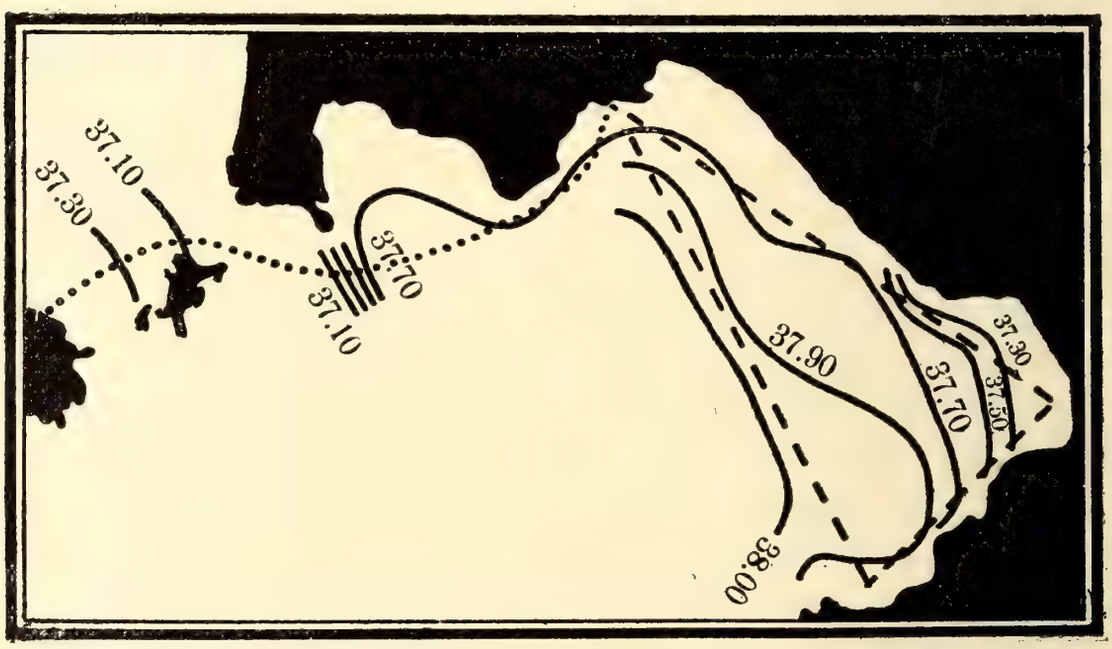
## Süßwasserzufuhr und horizontale Salzgehaltsunterschiede.

Die Süßwasserzufuhr vom Festlande ist in unserem Arbeitsgebiete sehr gering. Nur kleine Rinnsale und Quellen münden in den Golf, die während der Sommermonate noch dazu fast alle versiegen. Der kleine Sarno, der in die nordöstliche Ecke der Bucht zwischen Castellamare und Torre Annunziata mündet, und der Sebeto in der Nähe von Portici sind die einzigen bemerkenswerten Zuflüsse. Verlassen wir den Golf und verfolgen die nach Nordwesten streichende Küste, so kommen wir nach rund 16 Seemeilen zur Mündung des schon etwas stattlicheren Volturno. Sarno, Sebeto und Volturno machen sich im Oberflächenwasser des Golfes ihrer Größe entsprechend geltend. — Der Golf besitzt außer diesen Zuflüssen noch einen weiteren Süßwassereinfluß, nämlich den von Neapel. Das ganze in der Stadt verbrauchte Wasser kommt als Abflußwasser in den Golf. Durch unsere Beobachtungen sind wir in der Lage, vom Ausmaße, in welchem diese verschiedenen Süßwasserquellen wirken, eine Vorstellung zu bekommen.

Am 5. September wurde eine Fahrt, die von Neapel über Castellamare nach Sorrent und von hier auf direktem Wege nach Neapel zurückging, benutzt, um Oberflächenproben zu sammeln. Der Verlauf der Fahrt ist in Figur 14 eingetragen. Diese Beobachtungen ermöglichen es uns, die oberflächliche Salzgehaltsverteilung des ganzen nordöstlichen Teiles vom Golf zu überblicken. In beistehender Figur sind die Oberflächenisohalinen eingetragen. Aus ihr ist klar zu erkennen, wie gering der Einfluß von Sarno und Sebeto ist. Einen Beweis dafür hatte uns auch schon die Ausfahrt am 5.—7. Juni mit ihren 15 über den Golf verteilten Stationen gebracht. Der Einfluß des Sarno war damals allein bei Station 3 (vgl. Figur 1)

im Salzgehalt der Oberfläche zu erkennen. Wir fanden hier 36.92‰ Salzgehalt. Aber schon in 5 m Tiefe bei derselben Station und an der Oberfläche der drei, die Bucht von Castellamare umspannenden Stationen 2, 4 und 5 wurde bereits ein um 0,8‰ höherer Salzgehalt gefunden. Ganz flach und oberflächlich, wie eine Ölschicht, hatte sich also das süße Wasser des Sarno in der den Beobachtungen vorangehenden vollkommen windstillen Nächten ausgebreitet.

Bedeutender ist der Einfluß des Volturno, der sich am 5. und 7. Juni bei den Stationen 13, 14 und 12, also auf Entfernungen bis über 20 Seemeilen, noch geltend machte. Bei Station 12 war sein Süßwasser freilich nur in den obersten Schichten, in 0,2 und 5 m, zu ermitteln gewesen, deren




Figur 14.
Oberfläche-Isohalinen. Fahrt am 5. September — — Fahrt am 10. August ···

Salzgehalt um 0,2‰ unter den Mittelwerten liegt. Bei den beiden seichten Stationen 14 und 15 aber reicht er bis zum Boden, d. h. bis zu 10 und 20 m Tiefe, und bei Station 13 sogar bis zu 50 m. Hier ist die Abweichung vom Mittelwert freilich nur noch 0,07‰ und für die Wassersäule bis 50 m 0,1‰.

Daß die ansüßende Wirkung des Volturnowassers sich am 7. Juli bis in unser Arbeitsgebiet erstreckt, ist wohl dem lebhalten Westwinde zu verdanken, der in der Nacht zuvor wehte. Er ermöglichte eine starke Oberflächentrift aus dem Mündungsgebiet des Volturno nach unseren Stationen. Ohne diese Winde bleibt auch die Einwirkung des Volturno aus. Sein großer Einfluß wird uns auch durch Oberflächenbeobachtungen bestätigt, die am 10. August auf einer Fahrt von Neapel nach Ischia ge-

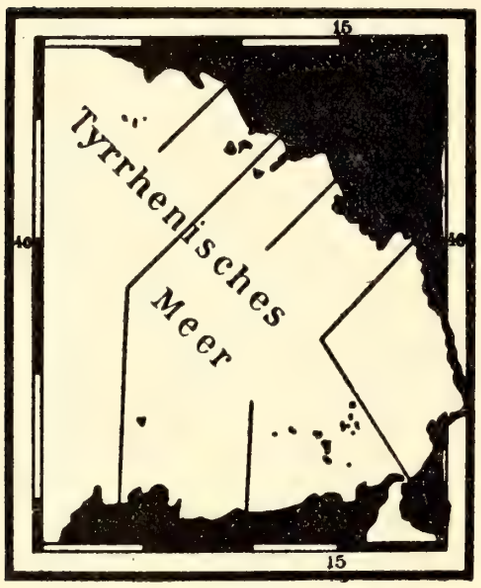
nommen wurden. Ihre Ergebnisse sind gleichfalls in Figur 14 eingetragen. Klar ist aus derselben ersichtlich, wie das Volturnowasser, das an der Küste entlang nach Süden geströmt ist, sich an diesem Tage durch den Canale di Procida, das ist die Straße zwischen Procida und Festland, hindurch bis in den Golf von Neapel hineingedrängt hat.

## Schluß.

### Die Ergebnisse der Arbeit und Aufgaben für die Zukunft.

Zum Schluß seien noch einmal die Ergebnisse der hydrographischen Voruntersuchungen im Golfe von Neapel kurz zusammengefaßt. Das angestrebte Ziel, nämlich eine erste Orientierung über die wichtigsten physikalischen Faktoren, ist erreicht worden. Im ersten Kapitel wurde ein allgemeiner Überblick über die vertikale Temperatur-, Salzgehalt-, Dichte- und Sauerstoffverteilung gebracht. Dabei ergaben sich eine ganze Reihe von Aufgaben für die Zukunft. Es ist zu untersuchen, wie tief die winterliche Konvektion reicht, wie in großen Tiefen die Ventilierung zustande kommt, so daß in 450 m Tiefe noch ein Sauerstoffgehalt von über 70 gefunden wird. Weiterhin bleibt zu studieren, wie lange im Jahre und in welchem Ausmaße die Sauerstoffübersättigung in den oberen Wasserschichten anhält. — Für alle von uns untersuchten physikalischen Faktoren konnten wir im zweiten Kapitel der Arbeit Veränderungen während der Sommermonate nachweisen, die auf einen Jahreszyklus derselben schließen lassen. Eine der ersten für die Lösung vieler zoologischen Fragen unerläßlichen Aufgaben wird es demnach sein, festzustellen, wie sich dieser Zyklus für Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoff im Laufe des Jahres abspielt. — Interessant sind die Ergebnisse über die Abnahme der Amplitude des täglichen Temperaturganges mit der Tiefe, die wir für den Golf im dritten Kapitel S. 350 bestimmen konnten, und ihre bemerkenswerte Übereinstimmung mit der Absorption der Strahlen maximaler Wärmeenergie. Auch diese Fragen müssen weiter verfolgt werden. Für einige Uferregionen und abgeschlossene Grotten mit eigenartiger, von der übrigen stark abweichender Flora fehlen diesbezügliche Beobachtungen noch ganz. — Äußerst lehrreich versprechen die kommenden Untersuchungen über die Sauerstoffschwankungen zu werden. Wir fanden einmal Veränderungen des Sauerstoffgehalts, die in der ganzen Wassersäule auftraten (vgl. S. 354, 357 und Figur 12), und zweitens einen täglichen Sauerstoffgang in den oberen Metern. Letzterer ließ sich in ganz idealer Weise für 2 m Tiefe aus dem Beobachtungsmaterial vom

29.—30. August ermitteln (vgl. S. 357 und Fig. 13). Beide Arten der Sauerstoffschwankungen sind gleichzeitig mit biologischen Untersuchungen weiter zu studieren. — Die Menge der Süßwasserzufuhr, von der das vierte Kapitel handelt, wird für den Golf und die benachbarten Küstenstrecken einmal zahlenmäßig festgelegt werden müssen.




Figur 15.
Der südöstliche Teil des Tyrrhenischen Meeres mit den projektierten Profilen.

S. 349 kamen wir zu dem Ergebnis, daß unsere Untersuchungen vom Sommer noch allzusehr lokal beschränkt sind. Der Wasserumsatz und Wasserwechsel im Golf wird erst dann recht erklärt werden können, wenn die Arbeiten auf das Nachbargebiet, auf die Golfe von Gaëta und Salerno und ferner auch nach der freien See zu weiter ausgedehnt worden sind. Das Idealste freilich wäre es, den ganzen südöstlichen Teil des tyrrhenischen Meeres (vgl. Figur 15) von Neapel aus unter Kontrolle zu nehmen und jahreszeitlich zu erforschen. Die hydrographischen Arbeiten ließen sich mit Hilfe des neuen Stationsdampfers »Anton Dohrn«, selbst wenn andere Stoffwechselstudien — Alkalinitätsbestimmungen und Untersuchungen über die Wasserstoffionenkonzentration nach der Art, wie es in Bergen geschieht — noch hinzugenommen werden, in einer Ausfahrt von 10 Tagen gut erledigen. Selbstverständlich müssen Hand in Hand mit diesen hydrographischen auch biologisch durchführbare, vorher festbegrenzte Arbeiten — ich denke vor allen Dingen an quantitative Planktonuntersuchungen — vorgenommen werden.

## Das Beobachtungsmaterial der Dauerbeobachtung vom 29.—30. August 1913.

| Zeit | Temperatur | Salzgehalt | $O_2$ Absolute Menge | $O_2$ Relative Menge | Temperatur | Salzgehalt | $O_2$ Absolute Menge | $O_2$ Relative Menge |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2 Meter | | | | 10 Meter | | | |
| p.m. | | | | | | | | |
| 2h30 | 24.15 | 37.86 | 4.88 | 100 | 23.86 | 37.86 | 5.01 | 102.2 |
| 4 40 | 24.29 | 37.92 | 4.85 | 100 | 23.88 | 37.90 | 4.89 | 99.8 |
| 6 20 | 24.10 | 37.94 | 4.95 | 101.4 | 23.92 | 37.90 | 4.84 | 98.8 |
| 8 40 | 24.12 | 37.94 | 5.02 | 102.9 | 24.06 | 37.90 | 4.88 | 100 |
| 10 35 | 24.19 | 37.94 | 4.98 | 102.2 | 24.11 | 37.90 | 4.90 | 100.4 |
| a.m. | | | | | | | | |
| 12h40 | 24.10 | 37.92 | 4.99 | 102.2 | 24.02 | 37.90 | 5.02 | 102.7 |
| 2 35 | 24.03 | 37.92 | 4.99 | 102.1 | 24.02 | 37.90 | 4.97 | 101.6 |
| 4 35 | 23.90 | 37.90 | 4.99 | 101.9 | 23.91 | 37.90 | 5.00 | 102.1 |
| 6 40 | 23.90 | 37.90 | 4.83 | 98.6 | 23.91 | 37.90 | 4.84 | 98.8 |
| 8 30 | 23.93 | 37.92 | 4.88 | 99.6 | 23.92 | 37.90 | 4.86 | 99.2 |
| 10 40 | 23.99 | 37.94 | 4.90 | 100.1 | 23.92 | 37.90 | 4.83 | 98.6 |
| p.m. | | | | | | | | |
| 12h30 | 24.29 | 37.94 | 4.86 | 100 | 23 92 | 37.90 | 4.75 | 96.9 |
| | 15 Meter | | | | 25 Meter | | | |
| p.m. | | | | | | | | |
| 2h20 | 23.85 | 37.90 | 4.97 | 101.4 | 18.71 | 37.77 | 5.74 | 106.9 |
| 4 30 | 23.83 | 37.94 | 4.88 | 99.4 | 18.87 | 37.77 | 5.70 | 106.5 |
| 6 10 | 23.82 | 37.94 | 4.87 | 99.2 | 18.84 | 37.77 | 5.70 | 106.3 |
| 8 25 | 23.83 | 37.94 | 4.91 | 100 | 19.02 | 37.77 | 5.66 | 106 |
| 10 25 | 23.84 | 37.94 | 4.85 | 98.8 | 18.76 | 37.77 | 5.71 | 106.5 |
| a.m. | | | | | | | | |
| 12h25 | 23.82 | 37.94 | 4.98 | 101.4 | 19.25 | 37.77 | 5.64 | 106 |
| 2 25 | 23.86 | 37.94 | 5.01 | 102.2 | 18.86 | 37.77 | 5.64 | 105.4 |
| 4 25 | 23.90 | 37.94 | 5.02 | 102.4 | 18.76 | 37.77 | 5.73 | 106.9 |
| 6 30 | 23.91 | 37.94 | — | — | 19.07 | 37.77 | 5.63 | 105.6 |
| 8 20 | 23.89 | 37.92 | 4.82 | 98.4 | 18.93 | 37.77 | 5.64 | 105.4 |
| 10 30 | 23.90 | 37.92 | 4.89 | 99.8 | 18.76 | 37.77 | — | — |
| p.m. | | | | | | | | |
| 12h30 | 23.83 | 37.88 | 4.85 | 98.8 | 18.71 | 37.79 | — | — |
| | 40 Meter | | | | 60 Meter | | | |
| p.m. | | | | | | | | |
| 2h05 | 16.74 | 37.79 | 5.91 | 108 2 | 15.01 | 37.84 | 5.96 | 104.2 |
| 4 15 | 16.45 | 37.79 | 5.85 | 104.8 | 14.92 | 37.84 | 5.89 | 102.8 |
| 6 00 | 16.81 | 37.79 | — | — | 15.03 | 37.84 | — | — |
| 8 05 | 16.63 | 37.79 | 5.88 | 105.6 | 15.04 | 37.84 | 5.89 | 103.0 |
| 10 10 | 16.81 | 37.77 | 5.86 | 105.8 | 14.99 | 37.84 | 5.89 | 103.0 |

| Zeit | Temperatur | Salzgehalt | $O_2$ Absolute Menge | $O_2$ Relative Menge | Temperatur | Salzgehalt | $O_2$ Absolute Menge | $O_2$ Relative Menge |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 40 Meter | | | | 60 Meter | | | |
| a.m. | | | | | | | | |
| 12h10 | 16.53 | 37.79 | 5.84 | 104.7 | 14.87 | 37.84 | 5.78 | 100.9 |
| 2 10 | 16.72 | 37.79 | 6.00 | 107.9 | 15.04 | 37.84 | 5.96 | 104.2 |
| 4 15 | 16.86 | 37.79 | 5.97 | 107.8 | 15.10 | 37.86 | 6.10 | 106.8 |
| 6 15 | 16.60 | 37.79 | 5.83 | 104.7 | 15.05 | 37.86 | 5.88 | 102.8 |
| 8 05 | 16.54 | 37.79 | 5.87 | 105.2 | 15.06 | 37.86 | 5.89 | 103.2 |
| 10 15 | 16.57 | 37.79 | 5.82 | 104.5 | 14.87 | 37.84 | 5.88 | 102.6 |
| p.m. | | | | | | | | |
| 12h10 | 16.43 | 37.79 | 5.85 | 104.6 | 14.77 | 37.84 | 5.85 | 101.9 |
| | 80 Meter | | | | 100 Meter | | | |
| p.m. | | | | | | | | |
| 1h50 | 14.15 | 37.95 | 5.55 | 95.7 | 14.03 | 38.13 | 5.02 | 86.2 |
| 4 05 | 14.11 | 37.95 | 5.51 | 94.8 | 14.03 | 38.22 | 4.84 | 83.3 |
| 5 45 | 14.13 | 37.95 | 5.51 | 94.8 | 14.03 | 38.21 | 4.80 | 82.8 |
| 7 50 | 14.21 | 37.95 | — | — | 14.03 | 38.15 | — | — |
| 9 50 | 14.17 | 37.95 | — | — | 14.03 | 38.17 | 4.88 | 84 |
| 11 55 | 14.14 | 37.95 | 5.55 | 95.5 | 14.03 | 38.15 | 4.91 | 84.5 |
| a.m. | | | | | | | | |
| 1h55 | 14.20 | 37.95 | 5.83 | 100.5 | 14.03 | 38.21 | 5.06 | 87.2 |
| 4 00 | 14.16 | 37.95 | 5.87 | 101 | 14.04 | 38.24 | 4.87 | 84.0 |
| 5 55 | 14.13 | 37.95 | 5.51 | 94.8 | 14.04 | 38.19 | 4.82 | 83.0 |
| 7 55 | 14.15 | 37.95 | 5.56 | 95.7 | 14.05 | 38.24 | 4.83 | 83.2 |
| 9 55 | 14.15 | 37.95 | 5.59 | 96.2 | 14.04 | 38.21 | 4.94 | 85.2 |
| 11 55 | 14.12 | 37.97 | 5.52 | 95.0 | — | 38.19 | 4.97 | 85.6 |
| | 125 Meter | | | | 170 Meter | | | |
| p.m. | | | | | | | | |
| 1h35 | 14.00 | 38.31 | 4.64 | 80.0 | 13.98 | 38.48 | 4.46 | 76.7 |
| 3 50 | 14.00 | 38.31 | 4.50 | 77.6 | 13.98 | 38.48 | 4.40 | 75.9 |
| 5 30 | 14.00 | 28.31 | 4.49 | 77.4 | 13.97 | 38.48 | 4.35 | 75.0 |
| 7 30 | 14.02 | 38.31 | 4.48 | 77.2 | 13.98 | 38.46 | 4.28 | 73.8 |
| 9 35 | 14.00 | 38.31 | 4.51 | 77.8 | 13.99 | 38.46 | 4.31 | 74.3 |
| 11 45 | 14.01 | 38.31 | 4.45 | 76.7 | 13.99 | 38.46 | 4.31 | 74.3 |
| a.m. | | | | | | | | |
| 1h40 | 14.01 | 38.31 | 4.53 | 78.1 | 13.99 | 38.46 | 4.61 | 79.5 |
| 3 45 | 14.01 | 38.31 | 4.59 | 79.1 | 13.99 | 38.48 | 4.49 | 77.4 |
| 5 35 | 14.00 | 38.31 | 4.61 | 79.5 | 13.99 | 38.48 | 4.42 | 76.2 |
| 7 40 | 14.00 | 38.31 | 4.50 | 77.6 | 13.99 | 38.48 | 4.30 | 74.1 |
| 9 40 | 14.00 | 38.31 | 4.55 | 78.5 | 13.96 | 38.46 | 4.30 | 74.1 |
| 11 40 | 14.00 | 38.31 | 4.48 | 77.2 | 13.98 | 38.46 | 4.26 | 73.4 |

# Nachruf.

Fritz Wendicke (geb. 10. März 1888 in Berlin), der Verfasser der vorstehenden Arbeit, gehört zu den zahlreichen Opfern, die der große Krieg sich unter den besten Söhnen unseres Volkes gesucht hat. Er fiel am 29. August 1914 in der Schlacht von St. Quentin. Er war einer jener stillen, verschlossenen Leute, die nicht leicht in sich hineinblicken lassen; aber ein erster Blick auf ihn ließ erkennen, daß in ihm ein eiserner Wille tätig war, welcher die Verhältnisse nicht bloß nimmt, so wie sie kommen, sondern sie auch zu gestalten vermag. Dieser eiserne Wille paarte sich mit glücklicher Begabung, guter Beobachtung und scharfem Denken, mit ausdauernder körperlicher Kraft und der Fähigkeit, Äußerstes zu leisten. Alles dies verrät sich in der größeren Arbeit, die wir ihm danken, in seiner Behandlung der hydrographischen Ergebnisse, welche durch die hydrographischen und biologischen Untersuchungen auf den deutschen Feuerschiffen der Nordsee, veranstaltet vom Institut für Meereskunde zu Berlin und von der Biologischen Anstalt auf Helgoland, gezeitigt worden sind. Ein Teil davon bildete unter dem Titel »Meereskundliche Untersuchungen in der Deutschen Bucht«, Berlin 1912, seine Dissertation, das Ganze erschien in den »Veröffentlichungen des Instituts für Meereskunde Berlin, Neue Folge, Geographisch-naturwissenschaftliche Reihe, 3. 1913«.

Wendicke hat selbst an den Beobachtungen mit teilgenommen, deren erste Planlegung das Verdienst des gleichfalls im Kriege gefallenen Alfred Grund ist, und deren Organisation von Alfred Merz herrührt. Alle zwei Stunden wurden dreimal im Jahre durch eine Woche hindurch Beobachtungen über Temperatur, Salzgehalt und Stärke des Stromes an der Oberfläche und in Tiefenabständen von 5 zu 5 m vorgenommen, eine Aufgabe, welche von allen Teilnehmern höchste Anspannung aller Kräfte erheischte, und für welche sich Wendicke speziell durch seine Teilnahme an den regelmäßigen hydrographischen Untersuchungen des Instituts für Meereskunde am Sakrower See bei Potsdam gründlich geschult hatte. Für die Bearbeitung des erlangten, überaus reichen Beobachtungsmateriales konnte unter den jüngeren Kräften keine bessere

gewonnen werden als er. Er hatte 1908 die Universität Berlin bezogen, um sich dem Studium der Geographie, Mathematik und Physik zu widmen, wofür er durch den Besuch des Luisenstädtischen Realgymnasiums in Berlin die richtige Grundlage gelegt hatte. Er hatte guten Blick für das Geographische und tüchtige mathematisch-physikalische Schulung, hatte also das Zeug für eine richtige Analyse ineinandergreifender Vorgänge und für theoretische Betrachtung des Einzelnen. Reich an Ergebnissen war denn auch seine Arbeit. In theoretischer Richtung fesselt der Nachweis, daß bald zyklonale, bald antizyklonale Drehströme bei der Interferenz zweier Gezeitenströme entstehen können, in analytischer Hinsicht seine Darlegungen über die Gezeitenströmungen mit einem Reststrome, über die Beziehungen zwischen Gezeitenströmungen, Salzgehalt und Temperatur des Meerwassers, sowie das Verhältnis von Wasser- und Lufttemperatur.

Nach erlangtem Doktorgrade widmete sich Wendicke mit voller Hingabe weiteren wissenschaftlichen Arbeiten. Er nahm teil an einer von Alfred Merz im August 1912 veranstalteten Reise in die Alpen, um die Temperaturverhältnisse und Wasserbeschaffenheit einiger Seen in den Ostalpen zu erforschen. Es war wieder angestrengte Arbeit; von See ging es zu See; Temperaturserien wurden gemessen, Wasserproben geschöpft, und ihre Sauerstoffanalysen hat dann Wendicke allein durchgeführt. Dann ging es beladen mit Instrumenten zum nächsten See, oft steil hinauf in große Meereshöhen. Als es sich darum handelte, die Sommerbeobachtungen durch solche im Winter zu ergänzen, da machte sich im Februar 1913 Wendicke im Verein mit einem Freunde auf, um einige Hochseen der Alpen zu besuchen. Auf Skiern ging es hinauf. Durch dickes Eis wurden Löcher geschlagen, und bei oft großer Kälte die Beobachtungen vorgenommen. Eine größere Arbeit von Merz wird erkennen lassen, wieviel Material durch Wendicke gewonnen worden ist.

Schon im Sommer 1911 hatte sich Wendicke Gelegenheit geboten, teilzunehmen am ozeanographischen Kurs in Bergen. Er gewann hier bald bei Helland-Hansen eine Vertrauensstellung, und voll von Anregungen ist er ebenso wie früher Alfred Grund heimgekehrt von Norwegen. Sein Referat über Helland-Hansens und Fridtjof Nansens Werk über die Norwegische See (Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie VI. 1912, S. 128/9) hat erkennen lassen, welch hohes Verständnis er für die Arbeiten der Norweger besaß, und wie lichtvoll er auf eng zugemessenem Raume eine Fülle von Ergebnissen zusammenzufassen vermochte. Ein weiteres Referat (Die ersten kontinuierlichen Beobachtungen der internationalen Meeresforschung,

Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde, Berlin 1913, S. 365) zeigte weiter, daß er den Arbeiten auf seinem eigenen Gebiete nicht bloß mit Interesse und tiefem Verständnis, sandern auch in anregender Weise folgte. Er kam wieder auf die Tatsache zurück, daß die Strömungserscheinungen der Nordsee sich als Interferenzvorgänge verschiedener Gezeitenwellen erklären lassen, und bezeichnete es als das anzustrebende Ziel, die verwickelten Strömungsverhältnisse dadurch zu entwirren, daß man aus den an einem Punkt beobachteten Interferenzvorgängen die einzelnen interferierenden Wellen eliminiert.

Ein Freudenstrahl glitt über seine ernsten Züge, als er hörte, daß er sich an der Zoologischen Station in Neapel als Hydrograph würde betätigen können. Im Frühling 1913 ging er voll großer Pläne dahin. Wie tüchtig er dort gearbeitet, lehrt die vorstehende Arbeit, obwohl er in der Kürze der Zeit nur einen sehr kleinen Teil der Aufgaben in Angriff nehmen konnte, die er sich mit weitem Blicke in steter Fühlungnahme mit Alfred Merz gestellt hatte. Schon im Herbst 1913 mußte er heimkehren, um seiner militärischen Dienstpflicht zu genügen. Mit seinen sehnigen Zügen erschien er wie ein geborener Soldat, mit strammer Haltung, mit überlegendem Blick. Dann kam der Ausbruch des Krieges. Er zog durch Belgien nach Frankreich bis St. Quentin. Eine leichte Verwundung an der Hand bei Beginn der Schlacht kümmerte ihn nicht. Er stürmte an der Spitze seiner Abteilung weiter, bis ihn eine Granate beim Angriff auf die Höhen von Colonfey niederstreckte.

**A. Penck.**

Als ich mich vor einigen Jahren nach einem jungen Ozeanographen umsah, der geeignet wäre, eine ozeanographische Abteilung an der Zoologischen Station einzurichten und entsprechende Untersuchungen im Golf von Neapel durchzuführen, wurde mir von Helland-Hansen Fritz Wendicke genannt.

Im Frühjahr 1913 kam Wendicke zu uns. Er ging gleich daran, mit dem alten Stationsdampfer »Johannes Müller« eine erste Serie von Beobachtungen anzustellen, um sich einen orientierenden Überblick über sein neues Unternehmungsgebiet zu verschaffen. Zugleich galt es Erfahrungen zu sammeln, die bei der technischen Einrichtung der neuzubauenden Schiffe verwertet werden könnten. Den ganzen Sommer über war er an der Arbeit. Herbst 1913 mußte er nach Deutschland zurück, um seiner Militärpflicht zu genügen. Während des Dienstes schrieb er die Resultate seiner Untersuchungen nieder, die jetzt hier zum Abdruck kommen. Seine Absicht, das Manuskript vor dem Druck noch einmal

durchzusehen, konnte er jedoch nicht mehr verwirklichen. Am 29. VIII. 1914 fiel er im Kampfe. — Dr. Merz übernahm es freundlichst, die Korrektur durchzugehen, und hat dabei einige geringfügige Berichtigungen angebracht.

Kaum ein halbes Jahr hat Wendicke dem Verband der Zoologischen Station angehört. Die kurze Zeit hat genügt, um seinen Tod als schmerzlichen Verlust empfinden zu lassen. Voll sachlichen Eifers, stets bereit sich dem gegebenen Rahmen des Institutes einzufügen, ohne darum je die Lust an der eigenen Initiative zu verlieren, vereinigte er in sich alle Eigenschaften, ihn zu einem ausgezeichneten Arbeitsgenossen zu machen. Sein außerordentlich frisches und gerades Wesen hatte ihm in kürzester Zeit die allgemeinen Sympathien erworben.

Mögen die Untersuchungen, aus denen Wendicke durch den Tod herausgerissen wurde, bald wieder von der Zoologischen Station neu aufgenommen, und das Arbeitsprogramm, das er in der vorliegenden Studie umrissen hat, in seinem Sinne von einem andern ausgeführt werden können. In solch tätigem Dank wird am besten die Zoologische Station sein Andenken ehren.

**Reinhard Dohrn.**

R. FRIEDLÄNDER & SOHN IN BERLIN N. W. 6.

In unserem Verlage erschien:

# Grundzüge

der

# Mikroskopischen Technik

## für Zoologen und Anatomen

von

**A. B. Lee** in Baugy-Clarens und **Paul Mayer** in Neapel

Vierte Auflage. 1910

Ein Band von VII u. 515 S. in-8°

Preis broschiert 15 Mark, in Leinwand gebunden 16 Mark.

Nach Verlauf von kaum 3 Jahren wurde die Herstellung einer neuen, 4. Auflage des bewährten Handbuches notwendig. Was aus der Literatur der letzten 4 Jahre wichtig erschien, ist aufgenommen worden; durch stilistische Kürzungen wurde der Raum für die sehr zahlreichen neuen Daten gewonnen, so daß der Umfang des handlichen Bandes nicht gewachsen ist. Dem alphabetischen Register ist, wie immer, besondere Sorgfalt zugewandt worden, desgleichen den zahlreichen Verweisungen im Text.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

22. Band, Nr. 12.

**Kurt Albert Thust,** Zur Anatomie und Histologie der Brisinga coronata G. O. Sars unter besonderer Berücksichtigung der Lumineszenz der Brisingiden.

pag. 367—432. Mit 28 Figuren im Text und Tafeln 12—14.

Smithsonian Institution
NOV 20 1916

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1916.

*Ausgegeben den 30. August 1916.*

# Zur Anatomie und Histologie der Brisinga coronata G. O. Sars

## unter besonderer Berücksichtigung der Lumineszenz der Brisingiden

Von

**Kurt Albert Thust.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

(Mit 28 Figuren im Text und Tafel 12—14.)

## Inhalt.

Seite

Einleitung . . . . . 368
Material und Technik . . . . . 371
A. Allgemeiner Teil . . . . . 375
B. Spezieller Teil.
1. Das Skelettsystem (Hauptskelett) . . . . . 377
2. Das Hautsystem und seine Verkalkungen . . . . . 378
3. Das Wassergefäßsystem . . . . . 384
4. Die Muskulatur . . . . . 390
5. Das Nervensystem und der Terminalfühler . . . . . 390
6. Die Verdauungsorgane . . . . . 394
7. Das Blutgefäßsystem . . . . . 398
8. Die Leibeshöhle . . . . . 403
9. Die Geschlechtsorgane . . . . . 403
10. Einige physiologische, ökologische und phylogenetische Bemerkungen . . . 405
11. Die Drüsengebilde der *Brisinga coronata* und einiger andrer Asteriden; die Lumineszenz bei den Brisingiden . . . . . 411
Zusammenfassung der Ergebnisse . . . . . 426
Literaturverzeichnis . . . . . 427
Erklärung der Bezeichnungen und Abbildungen . . . . . 430
Tafelerklärung . . . . . 431



Smithsonian

# Einleitung.

Die Gattung *Brisinga* ist trotz ihrer verhältnismäßig geringen Artenzahl — in Bronns Klassen und Ordnungen (25) finden sich 15 Arten aufgezählt, zu denen 10 neue Arten hinzukommen (26—28; 30) —, der Seltenheit ihres Vorkommens und der Schwierigkeit einer guten Bergung des Materials, oft Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen. Im August 1853 fischte P. Chr. Asbjörnsen (1) im Hardanger-Fjord in 100—200 Faden Tiefe die *Brisinga* als neue Gattung und neue Art *Brisinga endecacnemos*. Er hielt sie für eine Übergangsform zwischen Asteriden und Ophiuriden. Die nur oberflächliche Ähnlichkeit mit den Schlangensternen entdeckte schon Michael Sars (2), der sie denn auch zu den eigentlichen Seesternen gestellt wissen wollte. Trotz gegenteiliger Meinungen von Bronn (3) und Häckel (4) wurde die richtige Ansicht von M. Sars (2) durch seine eigenen Funde 1869 an gleicher Stelle und durch die seines Sohnes G. O. Sars (5 und 7) bestätigt. Der letztere fischte 1870 bei den Lofoten in einer Tiefe von 300 Faden ein ganz junges Exemplar einer *Brisinga* mit zehn Armen. Die Armzahl des neugefundenen Tieres wechselte jedoch im Gegensatz zur *Brisinga endecacnemos* beträchtlich, wie G. O. Sars bald durch weitere Funde im Jahre 1870 an gleicher Stelle feststellen konnte. Dazu kamen noch andere unterschiedliche Merkmale, und so führte er den Namen *Brisinga coronata* für die neue Art ein (5). 1875 folgte dann eine klassische Bearbeitung dieser Form von ihm (7). 1878 weist Ludwig (8) entgegen Sars den auf der Rückenhaut der Scheibe befindlichen Porus als wirkliche Afteröffnung nach und macht anatomische Angaben über das Blutgefäßsystem, den Steinkanal, die Cuticula und den Aufbau des Peristoms. Viguier (9) stellte eine genaue vergleichende Untersuchung der Skeletteile an und teilte die Seesterne ein in Astéries ambulacraires und in Astéries adambulacraires. Die Brisingiden gehören zu den letzteren. Verrill (10) erbeutet auf den Albatroß-Expeditionen vier *Brisinga*-Arten, die späterhin zum Teil den von Perrier (19) aufgestellten neuen Gattungen der Brisingiden *Odinia* und *Freyella* eingereiht wurden. Die Expeditionen des Travailleur und des Talisman bringen reiches Material, das Perrier (11 und 16) näher beschreibt. Besonders in dem zweiten Werke finden sich einige neue Arten. Perrier unternimmt im selben Werk eine engere Umgrenzung der Gattung *Brisinga*, wodurch die drei Hauptgattungen des heutigen Systems der Brisingiden entstehen.

Auch die nächsten Jahre bringen uns keine Beschreibungen des feineren Baues und der inneren Organisation dieser hochinteressanten Tiere. Vier neue Arten führen uns 1891 Alcock, A. & H. Woodmason (17) und 1893 Alcock (18) vor. Von nun ab mehren sich die ausführlicheren und bedeutenderen Angaben über das Genus *Brisinga*, dessen Artenreichtum und genauere Kenntnis, auch in systematischer Hinsicht, besonders in den 90er Jahren von verdienten Forschern wie Perrier, Sladen, Verrill und Ludwig festgelegt wurde. 1894 erschien die Bearbeitung der in den Jahren 1880—1883 auf den Travailleur- und Talisman-Expeditionen erbeuteten Echinodermen. Perrier (19) geht hierin näher auf das Skelett der Brisingiden ein und stellt die Hauptcharaktere folgender Arten zusammen: *Brisinga endecacnemos*, die als Hauptunterschied zu *Brisinga coronata* stets Stacheln an der Armbasis hat, ferner *Brisinga hirsuta* und endlich *Brisinga mediterranea*. Auf die Abbildungen (T. 1 und 3), die außer denen von Sars 1875 (T. 1, 2 und 4) die einzigen guten von der *Brisinga coronata* sind, sei hier besonders hingewiesen. Die systematische Einteilung der Seesterne in diesem Werk in *Forcipulata* usw. verwarf Ludwig (25) und schuf das jetzt noch geltende System (25) durch Kombination des Perrierschen mit dem Sladenschen (20). Verril (21) bestimmte zwei neue Arten. Nach einigen Bemerkungen über das Vorkommen der *Brisinga coronata* in den verschiedenen Gegenden des Mittelmeeres (22 und 23) erscheinen drei bedeutsame Werke von Ludwig (24—26). In dem ersten Werke gibt er sehr wichtige Ergänzungen zu der vorzüglichen monographischen Darstellung von G. O. Sars (7). Nach Ludwig (24) ist die *Brisinga coronata* unstreitig die einzige Vertreterin der Brisingiden im Mittelmeer mit der Eigentümlichkeit, daß hier die Zahl der Arme meist geringer als die Normalzahl 9, nämlich 8 ist, während nordwärts die Zahlen über 9 (bis 12) hinausgehen. Meine Scheibe, die acht Arme besessen hat, bestätigt diese Angaben. Auch die Aufzeichnungen Ludwigs über die Größenverhältnisse der Arme und der Scheibe konnte ich im wesentlichen an meinem relativ geringen Material als richtig feststellen. Ludwig schließt mit Bemerkungen über Färbung, Ernährung, Fortpflanzung, Entwicklung, Vorkommen im Mittelmeere und horizontale und vertikale Verbreitung unserer Art, auch außerhalb dieses Meeres. *Brisinga* tritt nach seinen Angaben in Tiefen von 100—2660 m auf. Die Ansicht Ludwigs, daß die *Brisinga coronata* im Golf von Neapel selbst nicht vorkäme, muß ich berichtigen, da meine Stücke aus einer schmalen Rinne eben im Golf selbst aus ungefähr 300 m Tiefe stammen.

Hierzu kommen die neuesten Angaben über Vorkommen dieser und

anderer Arten aus den verschiedensten Teilen des Großen Ozeans (26—30). Auf die guten Abbildungen von *Brisinga gracilis* und *Brisinga parallela*, sowie *Brisinga panopla* Fisher in seinem letzten Werke sei hingewiesen. Diese neuesten Berichte zeigen, daß die Gattung *Brisinga*, wie auch die vorliegende Art, kosmopolitisch in den Tiefen des Meeres lebt. In der letzten größeren Arbeit von Ludwig über die Brisingiden (26) finden sich drei neu beschriebene Arten, leider ebenfalls keine feineren anatomischen Angaben. Diesen Mangel soll die vorliegende Arbeit beseitigen, soweit es das Material erlaubt.

Durch den im November 1913 erfolgten Tod des hervorragenden Forschers ist auch die Bearbeitung der Seesterne der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer »Valdivia« 1898—1899 verzögert worden. Über die dort erbeuteten Brisingiden konnte ich somit keine Angaben machen.

Die Augen der Tiefsee-Seesterne erfuhren in neuerer Zeit eine Bearbeitung von Meurer (57). Er erwähnt von der Familie der Brisingiden weder *Brisinga* noch eine andere Gattung. Für mich kamen als weitere Literatur auf Rat des Herrn Geheimrat Chun noch die Beobachtungen neuerer Forscher über das Leuchten der tierischen Organismen hinzu. Die Arbeiten von Mangold, Sterzinger, Reichensperger, Sokolow und Trojan in den Jahren 1907—1909 beziehen sich auf das Leuchten der Echinodermen im allgemeinen, oder im besonderen auf das der Ophiuriden, und zum Teil auf die bei diesen Formen gefundenen »Reichensperger-schen Leuchtzellen«. Die Arbeit von Irene Sterzinger (73), die zu einem ganz anderen Resultat als Mangold (53) kam, gab Veranlassung, sich mit dem Stachelhäuter, an dem das Leuchten zum ersten Male entdeckt wurde (Viviani 1805), nämlich mit *Amphiura squamata* näher zu beschäftigen. Mangold (53 und 54) und Reichensperger (68a und b) finden, daß bei den Ophiuriden leuchten: Ventralplatten, Lateralplatten und die proximalen Teile der Basalplatten der Stacheln. Trojan (76) bestätigt diese Angaben und findet bei *Amphiura squamata* außer den »Reichenspergerschen Leuchtzellen« (68a) noch »typische Leuchtzellen«.

In diesen Arbeiten wird auch auf die Drüsengebilde der Seesterne hingewiesen. J. Sterzinger fand Schleim in den Füßchen von *Astropecten aurantiacus*, nachdem vorher schon Hamann (45) Schleimdrüsenzellen bei *Solaster papposus*, *Asteracanthion rubens* und *Astropecten platyacanthus* gefunden hatte. Außer diesen Becherdrüsen Hamanns stellte Cuénot (35) noch andere Drüsenzellen »cellules mûriformes« fest. Von einem Leuchten der Seesterne, wie wir so schöne Beobachtungen von diesem Phänomen bei Ophiuriden haben, berichtet außer Asbjörnsen (1)

nur vermutungsweise Ludwig (25). Asbjörnsen (1) stellte es an *Brisinga endecacnemos* fest, denn er schreibt: »Quand l'animal est complet et cohérent, ainsi que je l'ai vu une ou deux fois sous l'eau dans le dredge, il est véritablement un exemplaire de luxe, une ‚gloria maris'.« Er nannte dies höchst interessante Tier »*Brisinga*« nach dem glänzenden Brustschmuck der Göttin Freya, den Loki der norwegischen Sage nach in der abyssischen Tiefe des Urozeans verborgen hielt. Von den anderen Angehörigen des Genus *Brisinga* und von den übrigen Brisingiden vermutet Ludwig (25) das Leuchten, stellt aber schon fest, daß »Sicheres nicht bekannt« ist. Der Versuch zur Klärung dieser Frage war der Hauptzweck vorliegender Arbeit.

Von höchstem Interesse sind Mangolds (55) sinnesphysiologische Studien, in denen er die »Augen« der Seesterne nicht als Photoreceptoren anerkennt, sondern die Haut, wie bei den Ophiuriden, als diffus lichtempfindlich nachweist. Unsere Auffassung von den »Augen« der Seesterne wird nach Mangold eine wesentlich andere als die Pfeffers (60) und Meurers (57) sein müssen, wenn auch jüngst (1913) veröffentlichte Untersuchungen von Plessner (64) den Anschauungen Mangolds (55) widersprechen.

Da ich die »real blood gobules« von Sars fand, so schnitt ich die Rückenhaut der Scheibe und der Arme einiger Exemplare von *Echinaster sepositus* und *Astropecten aurantiacus* aus dem Aquarium des Leipziger Zoologischen Institutes auf, um zur Leibeshöhlenflüssigkeit gelangen und die »Amoebocyten« Cuénots (35) lebend beobachten zu können. Die dabei entstandenen schweren Verletzungen ertrugen diese Seesterne ohne weiteres. Der *Astropecten aurantiacus* wurde blaß (hellgrau), besonders an den Randplatten, und die Stacheln legten sich beliebig durcheinander. Er war jedoch, entgegen meiner Annahme, nicht tot, sondern nach einigen Tagen zeigte sich die willkürlich regulierbare Aufblähung der verdünnten Stelle seiner Rückenhaut (Cuénot 36). Auch die Wegnahme der »Augen« zu Untersuchungszwecken an allen fünf Strahlen zu gleicher Zeit störte diese Tiere weiter nicht.

## Material und Technik.

An Material stand mir zur Verfügung:

*a*) Ein Arm mit regeneriertem Endabschnitt. Die Länge des ganzen Armes betrug 16,1 cm, die Länge des regenerierten Teiles 1,1 cm. Terminalplatte mit Fühler vorhanden. Proximales Ende fehlend. Die Mindestlänge dieses Armes beträgt 17,6 cm, da er ungefähr

zwischen dem proximalen ein Drittel und dem distalen zwei Drittel der Geschlechtsanschwellung d. h. mindestens 1,5 cm vom Scheibenrand entfernt abgebrochen ist. Das Verhältnis des Scheibenradius $r$, den wir mit 7 mm nach Ludwig (24) annehmen wollen, zum Armradius $R$ ist also: $r : R = 1 : 26{,}1$. Nach den von Ludwig für die *Brisinga coronata* im Mittelmeer aufgestellten allgemeinen Zahlen 1 : 25—40 gehört dieser Arm also zu einem erwachsenen Tiere: Taf. 12, Fig. 2 links. Genital hatte der Arm eine Höhe von 4,2 mm und eine Breite von 5,1 mm, das basale Ende fehlte wie oben gesagt.

b) Eine achtarmige Scheibe mit dem Radius $r = 7$ mm. Vgl. Taf. 12, Fig. 1, meine Angaben in der Einleitung und die von Ludwig (24).

c) Ein zu dieser Scheibe gehöriger Arm: Taf. 12, Fig. 2 rechts und Taf. 12, Fig. 1. Er ist senkrecht an der Scheibe abgebrochen. Wie scharf diese Trennungslinie (Ludwig 26) ist, zeigt die Abbildung Taf. 12, Fig. 1 deutlich. Sie steht in starkem Gegensatz zu den durch Autotomie verletzten Abrißstellen an den Armen bei *Echin. sepositus*, die zu sehen ich gleichfalls im Aquarium des Leipziger Zoologischen Instituts Gelegenheit hatte, wenn der Salzgehalt des Seewassers im Becken den Tieren unbequem war, oder wenn sie am Absterben waren. Die Länge des Armes betrug 13,2 cm; der Endabschnitt ist regeneriert und 1,8 cm lang. Äußerstes Ende (ungefähr 1—2 cm) mit Terminalplatte und Tentakel fehlt, so daß sich eine Gesamtlänge des Armes von 15,2 cm ergibt. Es wäre also für diesen Arm $r : R = 1 : 22{,}7$, und dieses Tier nach Ludwig (24) noch nicht ganz erwachsen. Die Breite des Armes betrug basal 3,4 mm, seine Höhe dort 2,1 mm; genitale Breite 4,5 mm, Höhe 3,6 mm.

d) Ein abgebrochenes distales Armende mit Terminalplatte und Fühler 4,7 cm lang. Taf. 12, Fig. 3 links und Taf. 12, Fig. 4—7.

e) Ein abgebrochenes distales Armende ohne Terminalplatte und Fühler 4,4 cm lang. Taf. 12 Fig. 3 rechts.

Das vorliegende Material bestätigt also sehr deutlich die Angaben sämtlicher Autoren über die Schwierigkeit der Bergung unverletzter Tiere. Asbjörnsen (1), dem es gelang, zwei Scheiben mit festen Armen zu bergen, glaubt, daß sich die *Brisinga* ihrer Arme durch starke Anstrengung entledigt. Nach Sars (7, p. 53) liegt der Hauptsitz der Lebensfähigkeit der *Brisinga* überhaupt in den Armen. Perrier (19) schildert die »déplorable facilité«, mit der die Arme dicht an der Scheibe — nach Ludwig (24) dann dort stets zwischen dem II. und III. Wirbel am

3. Füßchenpaare — abbrechen. Die Abbruchstelle ist jedoch wechselnd, und Stücke beliebiger Länge brechen ab, wie auch die vorliegenden Arme zeigen. Sars (7, p. 53) sagt: »all the arms will almost always in this case detach themselves from their connection with the disc,« was meine Scheibe, die keinen Arm besitzt, beweist. Das sehr große Regenerationsvermögen bestätigt mein Material gleichfalls (Taf. 12, Fig. 2).

Da es darauf ankam, möglichst dünne unverletzte Schnitte anzufertigen, war die technische Behandlung zum Teil eine schwierige. Zunächst wurden als Vergleichsmaterial Armstücke einer *Ophiopsila*-Art, Armstücke und Scheibe von *Astropecten aurantiacus* und von *Echinaster sepositus* behandelt. Dem Terminalfühler mit den dort vorhandenen Augenpolstern schenkte ich besondere Beachtung. Es war daher vorteilhaft, daß die Augen der ersten Seesternart zur zweiten Gruppe Pfeffers (60), die der zweiten Art zur dritten Gruppe gehören. Die erste Art besitzt keine Saugscheiben, die zweite besitzt welche. Zur Frage der Entkalkung ist zu bemerken, daß sich die Anwendung von $^1/_2$%iger verdünnter HCl (Pfeffer) oder 0,025—0,25% HCl in 70 % Alkohol (Meurer) sehr gut bewährte. Das Vergleichsmaterial wurde fixiert mit Sublimat-Alkohol-Eisessig, gut ausgewaschen und zunächst nach der Reichensperger-Rousseauschen Celloidin-Methode (67, 70) behandelt, die den Vorzug des sichersten Entkalkens und vorzüglicher Erhaltung des Gewebes hat. Sehr bewährte sich auch die Celloidin-Paraffin-Behandlung nach der Entkalkung nach Böhm & Oppel (33). Beide Methoden sind umständlicher als die Meurersche (57), weshalb späterhin ausschließlich diese angewendet wurde. Die nicht über 2 cm langen Stücke ließ ich ungefähr 8 Tage in der Entkalkungsflüssigkeit, wusch in 70%igem Alkohol aus und behandelte sie vorsichtig weiter, um sie dann in Paraffin eingebettet zu schneiden. Schnittdicke 0,005, 0,0075 und 0,01 mm. Von den mannigfaltigen Färbemethoden, die ich nach Angaben von Pfeffer, Reichensperger, Hamann, Teuscher, Böhm & Oppel und Lee & Mayer u. a. m. anwendete, erwiesen sich Delafields Hämatoxylin mit Orange G als Kontrastfarbstoff oder Eisenalaunhämatoxylin (M. Heidenhain) mit Orange G. oder Lichtgrün als Gegenfärbung als die zweckmäßigsten Doppelfärbungen. Zur Unterscheidung von Bindegewebe und Muskulatur wurde die van Giesonsche Färbung nach Böhm & Oppel angewendet. Die empfehlenswerteste Färbung jedoch ist die mit sehr altem Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain, die besonders bei Anwendung der Modifizierung von Pietschmann (62) eine tadellose Differenzierung der Bindegewebe, Muskel- und Drüsenelemente ergibt. Gegenfärbung mit Orange G oder Lichtgrün dabei anzuwenden, ist zweckmäßig, wenn die

Gewebedifferenzierung nicht recht gelungen ist, was an der Farbe, der Beize oder am Wässern liegen kann. Mit Hämalaun erhielt ich gute Färbungen, besonders mit Eosin, Boraxkarmin oder Orange G als Nachfärbungen. Selbst die Drüsenzellen der *Brisinga* färbte es. Speziell für Drüsenfärbungen wurden nach Paul Mayer (56) und Reichensperger (68a) verwendet: Thionin und Mucikarmin. Während das letztere sehr dünn, langsam, schwach und verschwommen färbt, ist das erste ein sehr starker und rascher Indikator für Schleim. Die Färbung ist für jede Art der Seesterne zu empfehlen. Bei *Echinaster sepositus* färbte ich die Drüsenzellen auch mit Delafields Hämatoxylin. Daß Salzsäure den Schleim zerstörte (Sterzinger 73), konnte ich nicht finden, wohl aber wurde er, wie dort angegeben, mit Thionin rötlich gefärbt. Die von J. Sterzinger empfohlene Essigsäure konnte ich zum Entkalken nicht verwenden, dafür wurden aber außer HCl noch $HNO_3$-Gemische (Reichensperger) gebraucht. Zur Behandlung der Scheibe und basalen Armteile war entsprechend mehr Zeit nötig.

Der Nachweis von Schleim mit Thionin ist, wie erwähnt, schnell und sicher, hat aber den Nachteil, daß die Farbe nach 3—4 Wochen wieder verschwindet. Das Rot wurde zunächst blaugrün und diese Farbe verschwand nach der angegebenen Zeit. Ferner ergab sich mit Thionin bei weitem nicht die distinkte Unterscheidung der Sekretkörnchen bei *Brisinga*, wie ich sie mit Eisenhämatoxylin Heidenhain erhielt. Auch erwiesen sich die mit Thionin rotgefärbten Schleimmassen auf Längsschnitten durch die Saugscheibe an deren seitlichen Abschnitten besonders gehäuft, während sie bei der erwähnten Heidenhain-Färbung dort. weniger, sondern mehr im mittleren Teile der Saugscheibe hervortraten. Das auch von J. Sterzinger (73) als lästig empfundene Ausziehen des Thionins durch Alkohol wurde durch Vorbeizen der Schnitte (Böhm & Oppel 33) gar nicht verhindert; wohl aber wird es vermieden, durch Anwendung der Becherschen Methode (32), nach welcher »Thionin weder im Wasser noch in konzentriertem Alkohol (95%) viel ausgezogen wird«. Zur Differenzierung empfiehlt Becher 70%igen Alkohol; der gewünschte Grad der Färbung läßt sich dann durch hochprozentigen Alkohol fixieren. Daß sich Thionin mit anderen Farbstoffen schlecht kombinieren läßt, muß ich bestätigen.

Meinem während des Abschlusses dieser Arbeit verstorbenen, hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat Prof. Dr. phil. et med. Carl Chun bin ich für die Überlassung des sehr wertvollen und überaus interessanten Materials, sowie für manche klärende Bemerkung zum größten Danke

verpflichtet. Gleichzeitig danke ich hierfür Herrn Prof. Dr. phil. Woltereck.

Ich werde mich in der Anordnung der mir neu erscheinenden ergänzenden Bemerkungen im wesentlichen nach der in der Monographie von Sars (7) gegebenen Einteilung richten. Daß dabei einzelne Teile viel kürzer ausfallen müssen, bedingt der Zweck dieser Arbeit. Über einige fehlende histologische und anatomische Details werden spätere Arbeiten näheren Aufschluß bringen müssen, z. B. über die Blutgefäße. Auch sind die Seesterne in bezug auf Drüsenzellen und ähnliche Gebilde viel weniger erforscht, als die Ophiuriden.

## A. Allgemeiner Teil.

Die äußere Form. Der Satz (p. 4) »From a little circular disc of scarcely more than an inch diameter there issue a number of spreading arms or rays (varying from 9 to 12)« gilt nach Ludwig (24) nur für die nordische und nicht für die nach ihm als einzige Brisingide im Mittelmeer vorkommende Form der *Brisinga coronata* (auch Perrier 11), da dort nur die Armzahl 8 auftritt, wie auch meine Scheibe bestätigt. Die nun von Sars angeführten Maße über Armlänge, Stachellänge usw. ergänzt Ludwig (24).

Betrachtet man die Scheibe von oben, so sieht man durch ihre dünne mit zahlreichen kurzen, zylindrischen bis kegelförmigen Stacheln, von den bisweilen zwei mit ihren Basen aneinander stoßen, besetzten Rückenhaut deutlich die basalen, unpaaren Stämme der vom Magen abgehenden radialen Blinddärme (8. Taf. XV, Fig. 1). Sie bilden einen bei meiner Scheibe achtstrahligen Stern, dessen Symmetrie nur in dem Interradius gestört erscheint, welcher die Madreporenplatte trägt. Der After liegt bei *Brisinga* in dem Interradius, welcher rechts auf den der Madreporenplatte, der leicht und sicher zu bestimmen ist, folgt (auch Ludwig [24]). In dem Interradius der Madreporenplatte stoßen die zwei basalen Blinddarmstämme in etwas größerer Entfernung vom Scheibenzentrum zusammen und bilden dort ein spitzes, in den übrigen aber ein abgerundetes lateinisches V. Rechts vom Interradius der Madreporenplatte stoßen die beiden Schenkel des V U-förmig erweitert aneinander. Die Asymmetrie ist deutlich durch die Scheibenrückenhaut sichtbar und durch die dort liegende Afteröffnung bedingt. Zwischen den basalen Teilen der radialen Blinddärme (also interradial) schimmern weißliche Streifen durch die Scheibenrückenwand hindurch. Dies sind die Hauptzüge der Mesenterialstränge, die den Magen an der dorsalen Scheibenhaut befestigen. Die interradialen Blinddärme liegen zu zwei Häufchen zusammengeballt

über den basalen Teilen der radialen Blinddärme, welche hierdurch auf der einen Hälfte der Scheibe etwas verdeckt werden (8. Taf. XV, Fig. 1). Der Analporus befindet sich auf einer mit vielen Stacheln besetzten, exzentrisch vom Scheibenmittelpunkt gelegenen Erhebung der Scheibenrückenhaut. Seine Gestalt zeigt im Gegensatz zu der Darstellung von Sars (7. Taf. I, Fig. 7a) und Ludwig (8. Taf. XV, Fig. 1) bei 20facher Lupenvergrößerung die Form eines abgerundeten Fünfecks, dessen Rand mit Verkalkungen besetzt und deutlich aufgewölbt ist. Die Stacheln strahlen konzentrisch von der Öffnung weg. Diese Erhebung trat, wie auch alle anderen Erhebungen des Scheibenrückens bei Färbung mit Boraxkarmin, deutlich hervor: die Madreporenplatte, die »wedge plates« und die »dorsal marginal plates«. Die Madreporenplatte, die knopfförmig vorspringt und sehr deutlich sichtbar ist, liegt, wie meine Photographie Taf. 12, Fig. 1 zeigt, weiter von dem steil abfallenden Scheibenrand weg, als Sars es auf allen seinen Zeichnungen darstellt, im Interradius, der als erster links auf den Interradius des Afters folgt, mit ihrem äußeren Rande nicht ganz am Innenrande der ihrem Interradius angehörigen Zwischenplatte (Ludwig 1897) = Inneres intermediäres Stück (Ludwig 1899) = »Wedge plate« Sars.

Wenn man die Scheibe von unten betrachtet, so sieht man, daß die Ansatzstelle der Mundhaut ziemlich tief in den oralen Skelettring eingesenkt liegt. Die sehr straff gespannte Mundhaut bedeckt einen im Vergleich mit den übrigen Asteriden sehr großen Teil der Scheibenunterseite und zeigt die etwas exzentrisch gelegene, durch die Fixierung natürlich sehr verengte Mundöffnung. Durch die Färbung mit Boraxkarmin trat deutlich eine gestreifte Struktur der Mundhaut zutage, und zwar verliefen die Streifen, welche Muskelfasern darstellen, zum Teil ringförmig um die Mundöffnung, deren Rand besonders auffallend gefärbt war, zum Teil strahlten sie radiär von ihr weg, die andern kreuzend. Von jedem Radius sind zwei Paar Füßchen an der Scheibe verblieben. Der Zwischenraum zwischen je zwei Paaren ist ausgefüllt von der interradialen Mundringplatte. Die ersten Adambulacralplatten = Mundeckplatten bilden die »Mundecke«, die die Mundstacheln trägt. Ich fand 0 bis 5 Stück auf jeder Ecke und konnte die genaue Zahl nicht feststellen, da durch die Bergung einige abgebrochen waren oder ganz fehlten. Ludwig (24) gibt 3—6 an.

Die seitliche Ansicht bildet Sars Taf. 3, Fig. 1 ab. Die Zeichnung ist stark schematisiert, denn ich konnte an meiner Scheibe selbst, als sie mit Boraxkarmin gefärbt war, unter Lupenvergrößerung höchstens den Radialnerv so ähnlich, wie Sars ihn dort zeichnet, sehen. Die nun bei Sars folgenden Angaben finden wir bei Ludwig (24) ergänzt, und auch

ich konnte durch dieBetrachtung mit der Lupe und auf allen gefärbten Schnitten feststellen, daß der Hautüberzug sämtlicher Stacheln mit gleich winziggroßen gekreuzten Pedizellarien besät ist.

Leider hat Sars die ihm zur Verfügung stehenden Exemplare nicht in dämmrigem Lichte unter eventueller Anwendung von mechanischen und chemischen Reizmitteln untersucht und so fehlt uns denn bei ihm jegliche Angabe über das von Asbjörnsen bei *Brisinga endecacnemos* beobachtete Leuchten. Daß derartige Versuche an *Brisinga coronata* äußerst schwierig, vielleicht sogar unmöglich sind, liegt an der sehr großen Leichtigkeit, mit der die Arme von der Scheibe abbrechen. Von *Brisinga coronata* sind gänzlich unversehrte Exemplare nach den mir zugänglichen Angaben überhaupt noch nicht geborgen worden. Sars bildet (Taf. 4, Fig. 38) ein kaum 1 cm großes Exemplar, das alle Arme, allerdings ohne Spitzen, besitzt, ab und schildert, außer in den oben erwähnten Worten, diese mißliche Eigenschaft auf p. 6 und 7.

## B. Spezieller Teil.

### 1. Das Skelettsystem (Hauptskelett).

Die Angaben über die äußeren Skelettanhänge, über das Hauptskelett und über den Bau und die Grundform der Skelettstücke werden ausführlich ergänzt durch die in der Einleitung erwähnten Arbeiten, besonders durch die beiden Ludwigschen von 1878 und 1897. Wie stark jedoch in diesen Arbeiten die Nomenklatur der Skeletteile bei den Seesternen und nicht zum mindesten bei *Brisinga coronata* geschwankt hat, mögen einige Beispiele erläutern: die »interior ambulacral plates« werden zu den ersten, die »exterior adambulacral plates« (p. 9) zu den zweiten Adambulacralplatten (Bronn 1899); die »dorsal marginal plates« p. 9 nennt Ludwig 1878 paarige Interambulacralplatten und 1897 untere Randplatten, die meisten Namen aber erhält die von Sars p. 12 erwähnte, sehr deutlich sichtbare »wedge-plate«. Ludwig beschreibt sie 1878 als unpaare Interambulacralplatte und als erstes, im Bronn 1899 als inneres intermediäres Stück und als Zwischenmund- oder Zwischenplatte 1897. Viguier nennt diese Platte den »Odontophore« und Perrier (19) behält diese unpassende Bezeichnung bei. Auch die andern von Sars in seinen ausgezeichneten Abbildungen des Skeletts (Taf. IV und V) erwähnten Platten werden von Ludwig erklärt oder neu benannt, so daß man nur durch Kenntnis der erwähnten Arbeiten beider Forscher eine Klarheit über diese ziemlich verwickelten Verhältnisse erlangen kann. Zu der Beschrei-

bung der Terminalplatte ist nach Beachtung von Ludwigs Angaben (24, p. 431) hinzuzufügen, daß ich so große Stacheln, wie sie Sars auf Fig. 21 und 22a Taf. IV gezeichnet hat, nicht feststellen konnte. Betrachtet man die Terminalplatte von unten (Taf. 12, Fig. 4), so sieht man, daß die seitlichen Ränder mit ihren Ecken sich aufwölben und eine Rinne bilden, in der gut geschützt der Terminalfühler liegt. Die Ecken selbst sind weniger scharf (Taf. 12, Fig. 5—7) als in den erwähnten Sarsschen Fig. 5a und 6b Taf. II und 21a und 22a Taf. IV. Eher schon entsprächen die Sarsschen Figuren auf Taf. VI den Verhältnissen, die ich bei meinen zwei Exemplaren von Terminalplatten fand, nur daß niemals der Fühler sich über die Terminalplatte hinausschob, wie Sars es zeichnet. Auf Taf. 12 Fig. 7 wurde er künstlich vorgedrückt, um die Form zu zeigen. Die Terminalplatte ist dicht mit Pedicellarien besetzt.

Da eine ausführliche Beschreibung der Skelettstücke nicht meine Aufgabe war, so habe ich zu der Schilderung des Skeletts der Scheibe 7, (p. 5) nur ergänzend zu erwähnen, daß Ludwig (8, p. 227) ausdrücklich nachweist, daß nicht zwei Wirbel, wie Sars p. 12 behauptet, in das Scheibenskelett eintreten, sondern drei, was schon Asbjörnsen (1, p. 228) bei *Brisinga endecacnemos* fand. Von den Bezeichnungen der Skelettplatten des Mundrings gelten gleichfalls meine obigen Bemerkungen. Die von Sars p. 13 und 14 angeführte Zahl der Platten kann nach den kritischen Bemerkungen in den Arbeiten Ludwigs (8 und 24) nicht mehr aufrecht erhalten werden, und von den »parital plates«Sars p. 15 beweist Ludwig (8, p. 227), daß sie Umbildungen der ersten Wirbel sind. Die »dorsal marginal plates« nennt er 1897 untere Randplatten, während er die eigentlichen oberen Randplatten in der gleichen Arbeit als von sich neu entdeckt angibt.

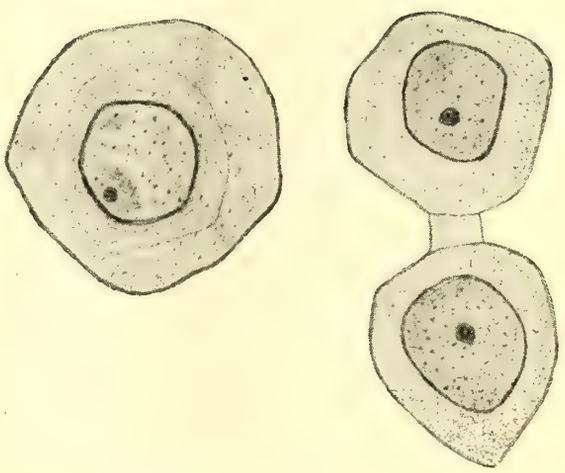
## 2. Das Hautsystem und seine Verkalkungen.

Sars unterscheidet an der die Oberfläche der *Brisinga coronata* überziehenden Haut

1. a thicker and firmer interior layer composed of contractile tissue, also die auch heute noch als dickste Schicht der Seesterne geltende Cutis;
2. a thinner and less substantial exterior layer of cellular structure or epidermis (heute Körperepithel). Hierzu kommt
3. die Cuticula.

Wir fassen heute die Cuticula und das Körperepithel (= Epidermis Srars) als eigentliche Epidermis (Oberhaut) zusammen, die der Lederhaut aufliegt. Die Cuticula ist sehr dünn. Die Porenkanälchen, die sie

nach Ludwig auf der ganzen Körperoberfläche durchsetzen, ebenso wie die durch diese Porenkanälchen hindurchtretenden Wimperhärchen konnte ich nicht wahrnehmen, trotzdem auch schon Sars fand, »the external stratum or epidermis partly lined with fine vibratile cilia«. Dieser Unterschied ist wohl dadurch erklärbar, daß Sars lebendes Material zur Verfügung stand, oder daß die Bewimperung auf der Cuticula ungemein fein ist, so daß sie im Gegensatz zu der des Steinkanales durch Konservierung, Entkalkung und Schnittbehandlung zu sehr angegriffen wird. Auf meinen Schnitten erschien die Cuticula als dünnes, homogenes Häutchen, das sich mit Eisenhämatoxylin leicht gelblich-braun färbte, und das Körperepithel dadurch, daß die länglich bis rundlichen Epithelzellkerne nicht auf gleicher Höhe liegen, mehrschichtig. Daß es in Wirklichkeit einschichtig ist, war leicht auf distalen Armquerschnitten zu erkennen. Das Körperepithel hatte in proximalen Schnitten auf der Armrückenhaut eine durchschnittliche Dicke von 0,0138 mm, distal an gleicher Stelle war es knapp halb so dick. Über die im Körperepithel vorkommenden Drüsenzellen und die von Hamann (45) dort unterschiedenen Sinnes- und Stützzellen ist später Ausführlicheres zu sagen.



Textfig. 1. Einzelne Bindegewebewanderzellen.
Ok. 5, Obj. 1/2. Öl-Im.

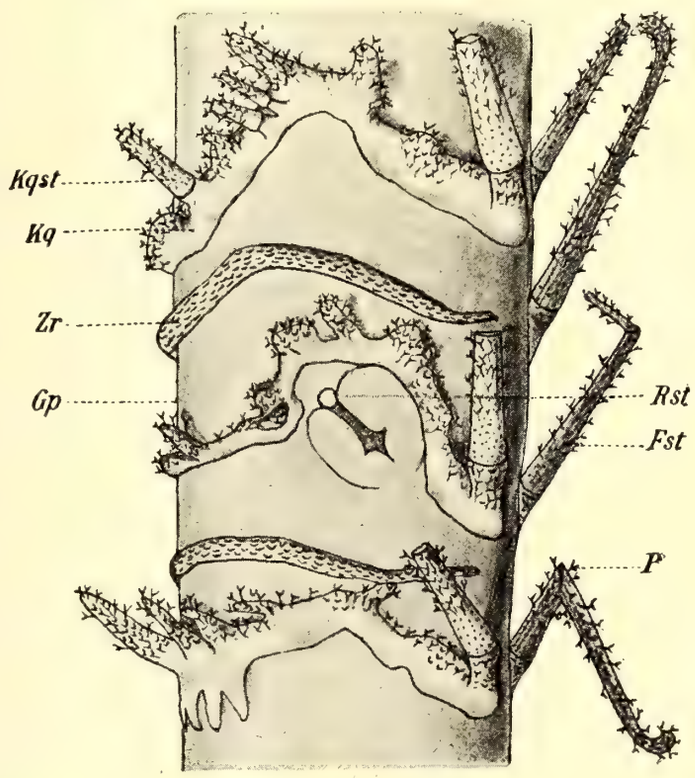
Die Cutis ist bei weitem die stärkste Schicht der Epidermis und zeigt den von Sars (7) und im Bronn angegebenen histologischen Bau, jedoch ist der von Sars (p. 16) aufgestellte Satz: »No distinct pores could be detected in the same, either on the disc or on the arms« nicht aufrecht zu erhalten, da ich bei *Brisinga coronata* ein Hautkanalsystem fand, und zwar ebensowohl in den Armen als auch in der Scheibe. Die Schizocölräume, welche dies Kanalsystem der Haut bilden, waren bisweilen mit Zellen der Bindesubstanz ausgekleidet, die dann, wie schon Hamann (45) festgestellt hat, eine Art Endothel zu bilden scheinen. Auf proximalen Armquerschnitten lagen die Schizocöle im äußeren Teile der Bindegewebeschicht, im Gegensatz zu der Hamannschen Zeichnung (45. Taf. 1, Fig. 1), auf distalen jedoch in der Nähe des Cölomepithels. Einen bestimmten Verlauf dieser Schizocöle und ein bestimmtes Schema ihrer Verteilung konnte ich nicht feststellen. Cuénot (35) leugnet die Existenz dieses ganzen Kanalsystems und hält diese Lakunen für Zerreißungen der Innen-

schicht der Körperwand, hervorgerufen durch falsche Konservierungsmethoden. Die feinen Stränge, welche die innere Lamelle der Körperwand mit der äußeren Cutisschicht verbinden, werden in der Tat sehr leicht von dieser losgerissen (Taf. 13, Fig. 8 und 9) und sind nach Hamann (45) muskulös. Mit van Gieson färbten sie sich jedoch rot und würden also bindegewebiger Natur sein.

Die elastischen Fasern der homogenen Grundsubstanz der Cutis halte ich auf Grund von guten und auf ganz verschiedene Weise gefärbten und behandelten Schnitten zum großen Teil für Differenzierungen der Grundsubstanz (Taf. 13, Fig. 8, 9, Taf. 14, Fig. 18). Diese selbst enthält Bindegewebszellen und Wanderzellen. Der Nachweis der letzteren gelang mir bei *Brisinga coronata* (Taf. 13, Fig. 8, 9, Textfig. 1). Die Hamannschen (45) Bemerkungen, daß die Schizocöle der dorsalen Körperwand mit Wanderzellen so angefüllt sein können, daß man auf Strecken das Schizocöl selbst nicht wahrnimmt, daß anderseits sehr wenig Wanderzellen auftreten können, und daß sie oft im Begriffe zu sein scheinen, aus der Bindesubstanz ins Schizocöl einzudringen, konnte ich bestätigen: Taf. 13, Fig. 8 und 9 zeigen Verhältnisse, wie sie sich mir auf vielen Armquerschnitten boten: deutliche Haufen von Bindegewebszellen in geräumigen Schizocölen, die allerdings in diesen beiden Fällen, wie eben meist, durch künstliche Zerreißung des Materials sehr erweitert sind. In Taf. 13 Fig. 9 liegen einige dieser Wanderzellen im Cölom, scheinen also von der Cutis aus durch das Cölomepithel dringen zu können. Taf. 13, Fig. 10 zeigt einige diser Zellen für sich. Im wesentlichen passen auf sie die im Kapitel Wassergefäßsystem über die Wanderzellen in den Blutlakunen gegebenen Bemerkungen. Trotzdem die obigen Äußerungen Cuénots sehr zu beachten sind und wohl für die meisten Präparate von Schizocölen in der Haut der Seesterne Berechtigung haben, glaube ich mich doch besonders durch das Auffinden von Wanderzellen von einem Hautkanalsystem bei *Brisinga coronata* überzeugt zu haben. Sicher ist es aber ganz variabel, streckenweise gar nicht, an günstigen Stellen wieder sehr deutlich sichtbar, keinesfalls jedoch so schematisch, wie Hamann (45) angibt.

Die Angaben über die tiefer liegenden Verkalkungen der Lederhaut sind von Ludwig besonders in der Arbeit von 1897 erweitert worden. Daß sie auf der Rückenhaut der Scheibe andere sind als auf der der Arme, zeigt ein Blick auf Taf. 12, Fig. 1. Während die Scheibenrückenhaut ein gekörntes Aussehen und kleine Stacheln aufweist, fallen uns auf der Rückenhaut der basalen Armteile »continued solid arched beams« auf, die distalwärts schwinden, was sich außer bei äußeren Betrachtungen

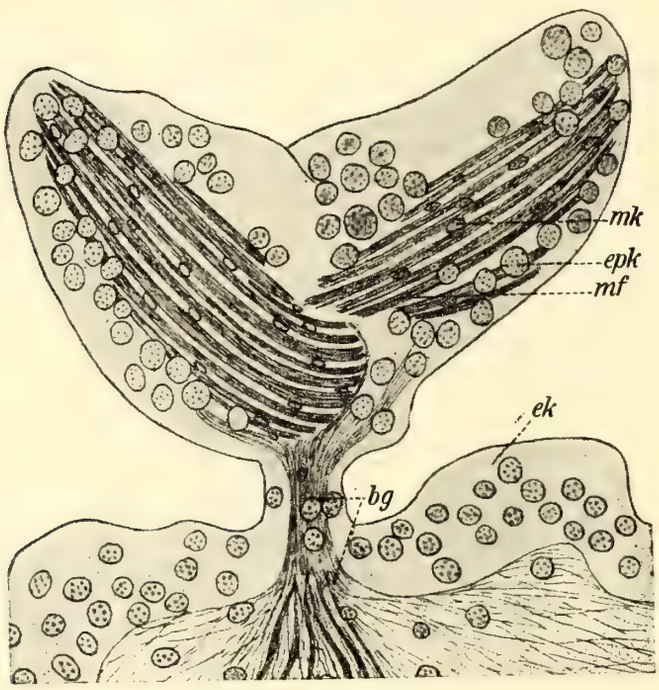
deutlich auf Querschnitten zeigt, da dort die Haut dem Ambulacralskelett fast anliegt, während sie in der Gegend der Geschlechtsorgane durch diese Bögen weit gespannt erscheint. Daß diese »very strong calcareous transverse beams« auch echte Stacheln tragen, zeigt Textfig. 2, die, als schrägseitliche Ansicht angefertigt, gleichzeitig den Ursprung der »marginal spines« veranschaulicht, wie Sars ihn schildert. Zwischen diesen großen Kalkquerrippen finden sich noch unvollständige Zwischenrippen, deren Rudimente nach Sars an distalen Armteilen den Randstacheln als Artikulationsknöpfe dienen. Im Arm *c* fand ich bis zur vierten distal von der Geschlechtsöffnung liegenden großen Kalkrippe eine Zwischenrippe zwischen je zwei solchen; distal von der erwähnten Stelle fand ich zwei Zwischenrippen und die folgende Querrippe war noch vollständig, während die nun folgenden, wie ihre Zwischenrippen, immer mehr zurückgebildet erschienen. Diese Verhältnisse variieren jedoch arg, wie Ludwig 1897 festgestellt hat. Er gibt dort einige Zahlen über die Verteilung dieser Rippen. Die großen Kalkquerrippen (Textfig. 2) sind in ihren lateralen Teilen immer etwas ausgebuchtet und enden am Armrand in dem Artikulationsknopf für die Randstacheln. Wenigstens gilt dies für die proximalen Rippen, die sich unvermittelt von der übrigen Armrückenfläche abheben und neben ganz verschieden gestalteten, oft ziemlich großen, unbeweglichen Auswüchsen die erwähnten echten beweglichen Stacheln zeigen. Ich fand nur die nach oben gelegenen Teile dieser Rippen mit Pedicellarien besät, während die der Rückenhaut zunächst gelegenen Stellen frei davon waren.




Textfig. 2. Schrägseitliche Ansicht des proximalen Stückes des Armes *c*, um die Geschlechtsöffnung zu zeigen.
Ok. 2, Obj. BO, Winkellupe.

Von den äußeren Skelettanhängen fallen zunächst die Stacheln auf (Textfig. 2). Sie sind beweglich und mit einer »heath«, bestehend aus einer dünnen Cutislage und dem Körperepithel, bedeckt. Diese

Scheide ist an der Stachelspitze zu weit, überragt sie beutelförmig und ist dicht mit Pedicellarien bedeckt. Die Pedicellarien erstrecken sich in ihrer Verteilung nicht ganz bis zur Stachelbasis, sondern lassen diese fast gänzlich frei, wohl aus Gründen der ungehinderten Beweglichkeit. Doch fanden sich dort bisweilen rundliche mit Boraxkarmin rotgefärbte verkalkte Gebilde, die nach den Abbildungen von Sars (Taf. IV, Fig. 32—35) in Entwicklung begriffene oder in der Entwicklung zurückgebliebene Pedicellarien sind. Die Rand- und äußeren Furchenstacheln zeigen bei konserviertem, sonst unbehandeltem Material eine gut sichtbare Längskannellierung. Über die Verteilung der Stacheln, bei welcher Ludwig 1897 anderer Meinung als Sars ist, über ihre Größe und sonstige Beschaffenheit findet sich das Ergänzende in dem eben zitierten Ludwig-schen Werke. Das gleiche gilt auch von den Mundstacheln.

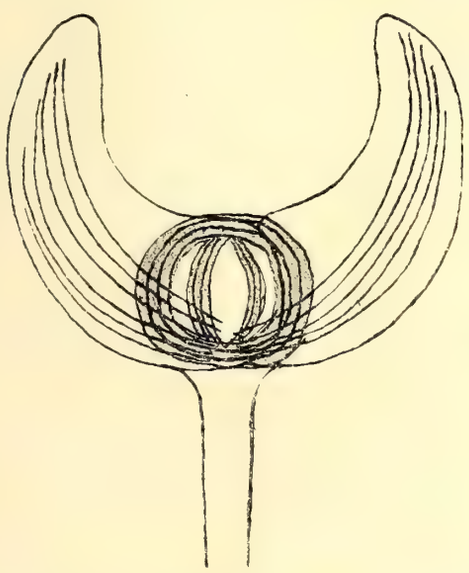



Textfig. 3. Längsschnitt durch eine Pedicellarie. Ok. 2, Obj. 8.

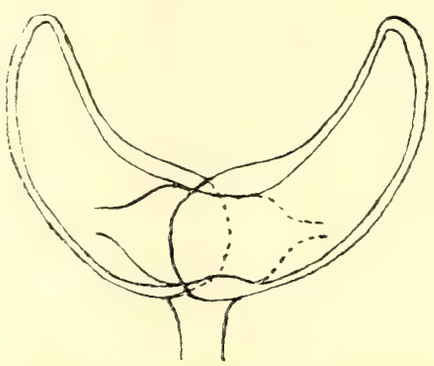
Von all diesen Stacheln unterscheiden sich wesentlich die der Scheibe (Textfig. 17—19). Die von Sars erwähnten Differenzen in Größe, Zahl und Form gegenüber den anderen Stacheln zeigen sich besonders beim Aufhellen der schwach vorgefärbten Scheibe in Nelkenöl.

Merkwürdig ist, daß die Pedicellarien auf der Armrückenhaut fast ganz fehlen (Textfig. 2), desgleichen sind sie auf der Scheibenrückenhaut sehr selten und nur an den lateralen Teilen oder an der Basis der Stacheln oder anderer Verkalkungen zu finden (Textfig. 9—12). Auf der Terminalplatte dagegen sind sie wieder sehr häufig (Taf. 12, Fig. 4). Es gewährt einen eigenartigen Anblick, wenn man bei der leisesten Berührung des Präparierbeckens diese winzigen Greifzangen an ihrem dünnen elastischen Stiel pendeln sieht. Mit den Abbildungen von Sars, von denen leider keine eine entkalkte Pedicellarie darstellt, stimmen meine mikroskopischen Bilder von entkalkten Pedicellarien nicht überein. Sars beschreibt ausführlich ihre Gestalt, die sie zusammensetzenden Skelettstücke und deren Funktion und weiterhin ihre Entwicklung. Von den Weichteilen schildert er besonders einen Muskel, der von einem basalen

Fortsatz einer Scherenhälfte zu dem gegenüberliegenden plattenförmig verbreiterten Teil des Mittelstückes (= basalen Skelettstückes) verläuft. Mit seinen Zeichnungen Taf. IV, Fig. 23—37 vermag ich meine mikroskopischen Bilder nicht zu decken, wenn ich auch mit Sars darin übereinstimme, daß bei *Brisinga coronata* nur ein Muskelpaar nachzuweisen ist, während die gestielten gekreuzten Pedicellarien anderer Seesterne meist drei Paar Muskeln besitzen. Ein Schnitt durch die breite Seite einer Pedicellarie (Textfig. 3) zeigt deutlich zwei Muskeln, deren Formen bisweilen an der äußersten Spitze eines Zangenblattes — wenn wir an den Zangenstücken den oberen Teil als Zangenblatt, den unteren als Handhabe bezeichnen — beginnen und nach dem basalen Teile der Pedicellarie verlaufen, um dort ziemlich scharf zu enden. Ob je ein solcher Muskel von dem Zangenblatt des einen Zangenstückes zur Handhabe des zur gleichen Pedicellarie gehörigen anderen Stückes verstreicht und dort ansetzt,



Textfig. 3a. Pedicellarie (halb offen) von der Fläche gesehen (schematisch).



Textfig. 3b. Offene Pedicellarie (schematisch).

ob dann durch Kontraktion der so in ihren unteren Teilen vielleicht über Kreuz verlaufenden Muskeln eine Schließung (= Adduktion der Zangenblätter), durch ihre Erschlaffung eine Öffnung (= Abduktion der Zangenblätter) der Pedicellarien erfolgt, habe ich nicht feststellen können, desgleichen welche Rolle bei solcher Muskelverteilung das Basalstück spielen würde. Textfig. 3a stellt schematisch eine halboffene Pedicellarie dar, die unentkalkt, mit Boraxkarmin gefärbt und aufgehellt, außer den beiden erwähnten Muskeln in der Mitte noch einen sehr stark gefärbten Teil zeigt. Dies ist die Stelle des basalen Stückes und es könnte sein, daß dieses Stück das Abductormuskelpaar, das ich nicht gefunden habe, verdeckt. In Textfig. 3b ist eine offene Pedicellarie schematisch dargestellt, an welcher die Handhabe und das Zangenblatt der Zangenstücke deutlich zu unterscheiden sind. Bei Betrachtung offener Pedi-

cellarien erschienen die seitlichen Teile der Zangenblätter deutlich verdickt, wie eingerollt. An geschlossenen Pedicellarien erhielt ich von den stark kontrahierten Muskeln etwa das Bild, welches Sars auf Taf. IV, Fig. 26 darstellt. Nur lag das Muskelpaar mehr nach oben und sonach weiter ab vom basalen Teile der Pedicellarie. Das Epithel enthält, wie das der Pedicellarien mancher anderen Seesterne, sehr wenig Drüsenzellen. Deutlich sichtbar ist der bindegewebige, äußerst elastische Strang, der sich an der Pedicellarienbasis in zwei feinere Stränge gabelt. Manche Pedicellarien fand ich fast sitzend (Textfig. 2), andere auf sehr langem Stiel schwebend.

### 3. Das Wassergefäßsystem.

Das Ringgefäß ist insofern bei *Brisinga coronata* von besonderem Interesse, als es Anhangsgebilde (Textfig. 4 und 12) besitzt, die Sars ausführlich beschreibt. Da Schnitte durch die mir zur Verfügung stehende Scheibe am besten Aufklärung über diese Bläschen bringen mußten, und solche durch die Scheibe von *Brisinga coronata* überhaupt noch nicht gemacht sind, wenigstens mir keine Abbildung davon zugänglich war, so zerlegte ich ungefähr jenes Drittel meiner Scheibe, welches der Madreporenplatte gegenüberlag, in vertikale Querschnitte, den Rest in horizontale. Dadurch gelang es mir, die von Sars ausgesprochene Vermutung, daß die Bläschen den bei anderen Seesternen auch vorhandenen heute »Tiedemann sche Körperchen« genannten Organen entsprechen, zu bestätigen. Ihre Verbindung mit dem Ringkanal des Wassergefäßsystems konnte ich leicht auf horizontalen und vertikalen Querschnitten feststellen, und ihre histologischen Verhältnisse entsprechen, soweit ich dies an so zarten Organen nach einem Entkalken der Scheibe von etwa 14 Tagen in $^1/_4$% HCl prüfen konnte, den im Bronn geschilderten. Die Zahl dieser Tiedemannschen Körperchen scheint zu variieren. Bei den übrigen Seesternen findet sich in jedem Interradius ein Paar, im Interradius des Steinkanales mindestens eins, und zwar rechts von ihm. In meiner Scheibe jedoch war der Interradius des Steinkanales, wie übrigens auch derjenige der Fig. 11, Taf. II bei Sars, frei von diesen Organen. In gleicher Figur zeichnet Sars in eine elfarmige Scheibe 21 solche Körperchen, ich fand 13 in meiner achtarmigen Scheibe: Textfig. 4 und 12 zeigen die Anordnung der Tiedemannschen Körperchen sehr schön. Nach Cuénot (35) sind diese Tiedemannschen Drüsen Lymphorgane.

Die Polischen Blasen, die bei manchen Seesternen eine beträchtliche Größe erreichen können, fehlen *Brisingia coronata* und somit vielleicht den Brisingiden überhaupt, wie sie nach Cuénot ja der Familie

der Asteriiden, die den Brisingiden im System am nächsten steht, gleichfalls fehlen. Andrerseits besteht die Vermutung von Sars zu Recht, »that the before mentioned rather wide cavities in the interior of the bucal ring (Textfig. 9—12) are destined to receive such reservoirs of water for the circular vessel«. Meine vertikalen Scheibenquerschnitte zeigen deutlich diese eigenartigen und zahlreichen Hohlräume, und erwähnt muß werden, daß sie alle mit einem Endothel ausgekleidet sind, eine Tatsache, die auf eine Verbindung dieser Hohlräume mit dem Wassergefäßsystem schließen läßt. Dafür spricht auch, daß ich die gleich näher zu

Textfig. 4. Horizontaschnitt durch die Scheibe mit neun Tiedemannschen Körperchen. Ok. 0, Obj. 1, ohne Tubusauszug.

beschreibenden Amöbocyten in ihnen vorfand. Andererseits ist auch die Möglichkeit einer Verbindung mit der Leibeshöhle gegeben.

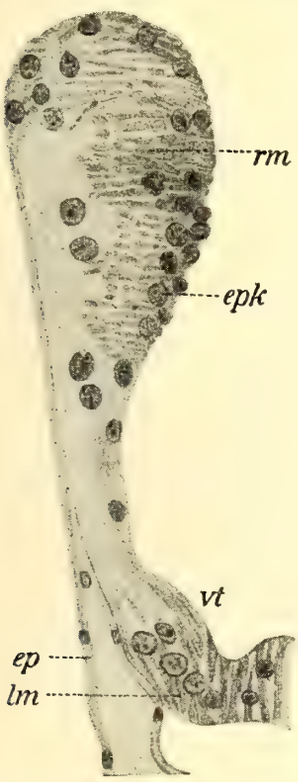
Auf einem horizontalen Längsschnitt durch ein Armstück und somit durch den Radialkanal und die Ampullen gelang es mir, Zellgebilde zu finden, die die eigentlichen Amöbocyten, Lymphocyten Cuénots, sind, und die nach seiner Meinung (1901) lebhafte Freßzellen darstellen (Taf. 13, Fig. 10). Sie fanden sich auch in der Leibeshöhle, deren Inhaltsflüssigkeit durch solche Zellen bei allen Seesternen, wie ich mich leicht an der unters Mikroskop gebrachten Leibeshöhlenflüssigkeit von *Echinaster sepositus* und *Astropecten aurantiacus* habe überzeugen können, im Leben getrübt

erscheint. Auch im Magen fanden sich solche Zellen. Sie senden im Leben amöboide Fortsätze aus, zeigen ein fast ganz homogenes Protoplasma und besitzen einen mit sehr deutlichem Nucleolus und sehr gut sichtbarem Gerüst ausgestatteten ovalen Kern, dessen Längsdurchmesser 0,0135 mm war. Sein Querdurchmesser war 0,012 mm. Die Größe dieser Zellen selbst ist durchschnittlich 0,0895 mm; sie sind also auffällig groß zu nennen gegenüber denen in den Schizocölen der dorsalen Körperwand und den weiter unten zu besprechenden Zellgebilden, deren Form auch eine ganz andere war. Schon Sars hat die Wanderzellen des Wassergefäßsystems beobachtet und betrachtet sie »as real blood globules« und hält daher die ganze Leibeshöhle, in deren wässriger Flüssigkeit diese Elemente suspendiert sind, für »one single great reservoir of blood«, eine Meinung, die schon Ludwig 1878 widerlegt hat, und auf die später etwas näher einzugehen ist.

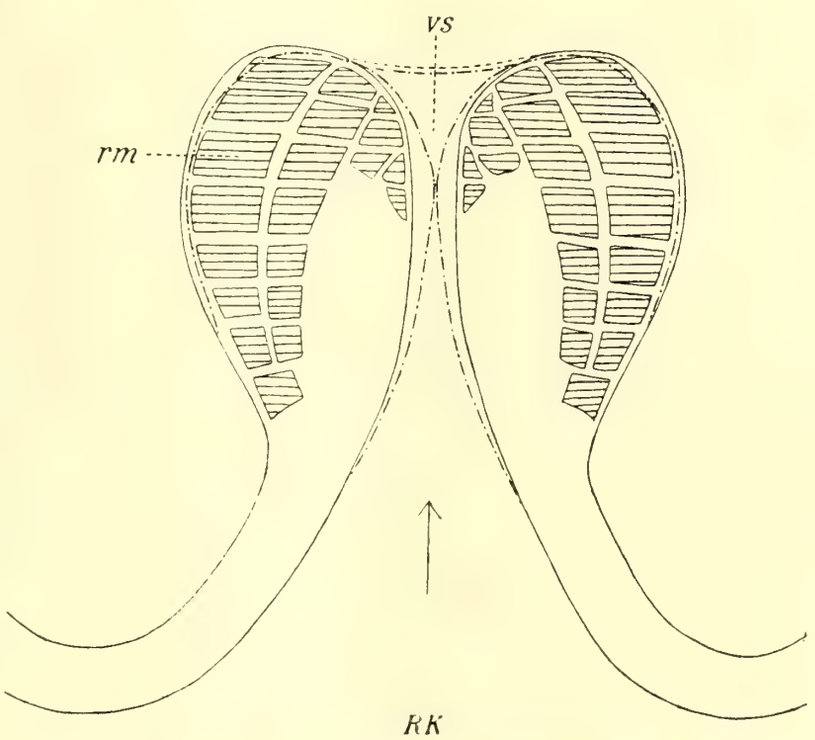
In den eigentlichen Blutgefäßen von *Brisinga coronata* fanden sich wenig Wanderzellen. Dieselben Zellen waren in dem Wassergefäßsystem, in den Hohlräumen des Scheibenskelettrings und auch in der Leibeshöhle, und dort oft gehäuft, außen an den Ausbuchtungen des Magens, nie im Magen selbst, im Gegensatz zu den erwähnten Amöbocyten, zu finden. Sie sind 0,0084—0,0092 mm groß und besitzen einen deutlich runden Kern von 0,004 mm Durchmesser und lagen bisweilen neben den obenerwähnten etwa zehnmal größeren »Amöbocyten«. Diese beschriebenen kleineren Gebilde stimmen nach Hamann (45) mit den Wanderzellen der Bindesubstanz, mit denen in den Schizocölen und somit mit denen in der Leibeshöhle überein und zeigen genau das von ihm (Taf. 4 Fig. 37) gezeichnete Aussehen. Sie besitzen nach ihm die Fähigkeit, das Peritonealepithel zu durchdringen, eine Eigenschaft, die ihr Vorkommen erklärt.

Zwischen je zwei aufeinander folgenden unteren Armquermuskeln gehen rechtwinklig von dem Radialkanal die Füßchenkanäle zu den Füßchen und deren Ampullen ab. Durch eine kegelförmige zeitliche Ausweitung des Radialkanales, die sich mit ihrer abgestutzten Spitze in das Anfangsstück des Füßchens einsenkt, und dort mit einem senkrechten Spalt sich öffnet, kommt auch bei *Brisinga coronata* ein Taschenventil (Taf. 13, Fig. 11) zustande, das schon von Ludwig (1878) erwähnt wird. Dieser Ventilapparat ist bei anderen Seesternarten von Lange (49), Hamann (45) und Cuénot (34) genau in anatomischer und physiologischer Hinsicht beschrieben worden. Die ringförmig verlaufenden Fasern der Muskulatur, die Hamann (45) unter dem äußeren Epithel entdeckte, zeigen bei *Brisinga coronata* die Anordnung wie sie Textfig. 5 darstellt. Wir sehen die

Ringmuskelfasern an der der Ampulle zugekehrten Seite des Ventiles gehäuft, desgleichen wieder an der Umbiegungsstelle des freien Ventilteiles in den Ventilspalt, aber fast geschwunden unter dem Epithel dieser kegelförmigen seitlichen Ausstülpung des Radialkanals selbst. Nach Anordnung dieser Fasern wirken sie also sphinkterartig, und zwar wird bei ihrer Kontraktion der ganze Ventilkanal verengt, aber nur in seinem vorderen Teile völlig geschlossen, wie die punktierte Linie im Schema auf Textfig. 6 andeutet. Dazu kommt noch, daß das durch Kontraktion der Ampullenmuskelfasern ins Füßchen wandernde Wasser die Ventiltaschen




Textfig. 5. Längsschnitt durch die Ventilwand. Ok. 5, Obj. 7.




Textfig. 6. Schema der Ringmuskelfaserteilung und deren Wirkung.

schwellt und so gleichfalls zur Schließung des Ventilspalts beiträgt und den Rücktritt des Wassers in das Radialgefäß mit verhindern hilft. Die Bemerkung Langes in seiner ausführlichen Schilderung des Ventilapparates von *Astropecten aurantiacus;* »Es ist die vertikale Stellung des Spaltes, welche bedingt, daß man durch Querschnitte kaum zu einer Einsicht in diese Verhältnisse gelangen wird«, kann ich bestätigen, da es mir nicht gelungen ist, auf vertikalen Längsschnitten durch Armstücke ordentliche Querschnitte durch diesen Apparat zu bekommen. Die Ampullen selbst hält Sars p. 41 und 42 für so dünnwandig, daß sie kaum aktiv zur Schwellung der Füßchen beitragen könnten. Mir ist dieser Unterschied gegenüber anderen Seesternen nicht aufgefallen. Die Wände der Ampullen

von *Astrop. aur.* erschienen sogar dünner als die von *Brisinga*; allerdings sind die Ampullen bei diesem Seestern in zwei Säckchen geteilt; aber auch die in gleich großen Schnitten von *Echin. sep.* sind nicht stärker, soweit man infolge des wechselnden Kontraktionszustandes diese Dinge überhaupt vergleichen kann. Da auch die histologischen Verhältnisse in den Ampullen von *Brisinga* dieselben wie bei anderen Seesternen sind, so werden sie wie bei jenen gleichfalls zur Schwellung der Füßchen aktiv beitragen. Daß *Brisinga* in bezug auf Beschaffenheit der Ampullen im Gegensatz zu den anderen Seesternen steht, wie Sars annimmt, gilt also nicht allgemein.

Die Füßchen von *Brisinga coronata* zeigen ebenfalls denselben feineren Bau wie die aller übrigen Seesterne, nämlich von außen nach innen: 1. äußeres Epithel, 2. Bindegewebeschicht, 3. hyaline Membran, 4. Längsmuskelschicht. Sars fand jedoch »their exterior skin interwoven with numerous close muscular fibres longitudinal as well as circular«, und in der Tat kann man sich auf Schnitten durch kontrahierte Füßchen, deren Bindegewebeschicht dann in mehr oder minder hohe Falten gelegt ist, eine Ringmuskelschicht vortäuschen lassen, deren bindegewebige Natur aber durch das Fehlen länglicher Kerne und durch entsprechende Färbung, z. B. durch van Gieson, leicht nachweisbar ist. Eine Ringmuskelschicht fehlt also bis jetzt den Füßchen der Asteriden, wie den entsprechenden Organen der anderen Echinodermenklassen, und die Lehrbücher, die diesen Punkt behandeln (48), werden gegenteilige Meinungen berichtigen müssen.

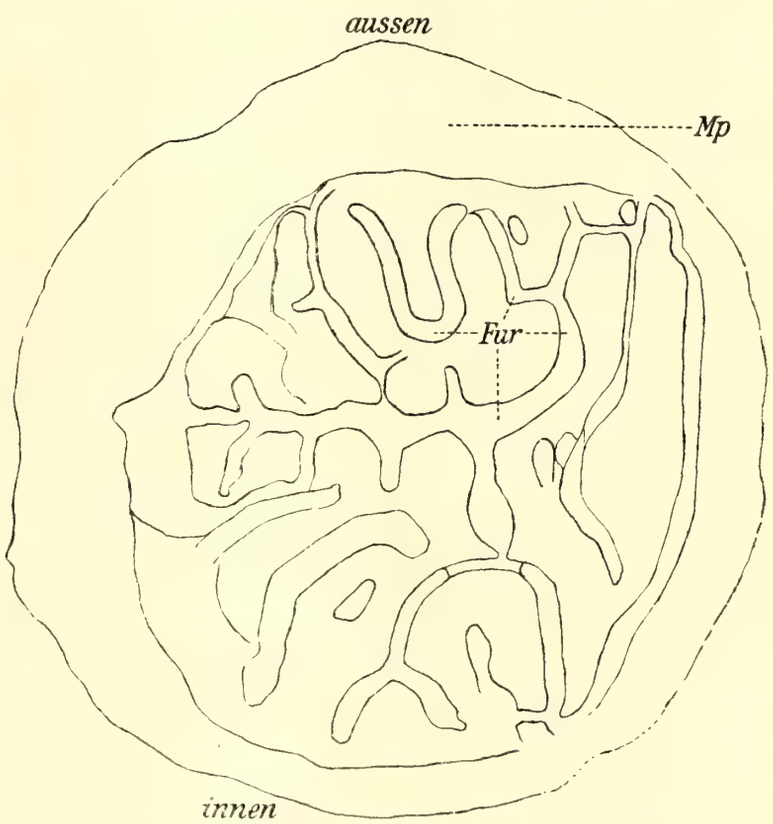
Deutlich treten in der Saugscheibe die sie in ganzer Dicke durchsetzenden Bindegewebsfasern hervor. Es finden sich in ihr Drüsenzellen mit deutlichen Ausführungsgängen, auf die später näher einzugehen ist. Die sonstigen histologischen Verhältnisse sind wie bei anderen Seesternen.

Der Fühler zeigt im wesentlichen denselben Bau, wie die Füßchen. Über seine nervöse Epithellage ist im Kapitel Nervensystem noch zu sprechen.

Die interradial gelegene Madreporenplatte meiner Scheibe (Textfig. 7) zeigte nach Entkalkung mit Boraxkarmin gefärbt und in Nelkenöl aufgehellt mehr den Umriß eines Rechteckes, dessen eine Ecke nach dem Scheibenrand zu lag. Diese Form kam dadurch zustande, daß der Teil der Platte, der die gewundenen Kanäle trug, besonders deutlich, ihre wirklichen rundverlaufenden Umrißlinien auf der einen Seite (links) aber fast gar nicht zu erkennen waren. Der Mittelpunkt der Platte mit den dort verlaufenden Furchen war stärker gefärbt, den Eingang zum Steinkanal anzeigend. Der Verlauf der Furchen und der sie begrenzenden

Kalkwälle war unregelmäßig, und sie strahlten nicht so, wie Sars es abbildet (Taf. 2, Fig. 8, 11 und 12a) von einer »medial depression« aus. Ein horizontaler Schnitt durch die Platte zeigte gleichfalls deutlich den in Fig. 18 gezeichneten Verlauf der Furchen, der wohl kein konstanter bei derselben Art ist und mit dem Alter variiert.

Der Steinkanal (Taf. 13, Fig. 12), bei dem ich keine Ampulle fand, wie sie bisweilen bei Seesternen vorkommt, ist 1878 von Ludwig beschrieben worden, welcher fand, daß das Epithel auf der Längsleiste des Steinkanals niedriger als auf der übrigen Innenfläche war. Das konnte ich bestätigen; nur zeigte sich bei mir in der Mitte der Längsleiste das Epithel wiederum ein wenig verdickt. Die Bewimperung des Steinkanals war die einzige, die ich gleichfalls einwandfrei bestätigen konnte. Über die Histologie des Steinkanals findet sich bei Ludwig das Ergänzende.




Textfig. 7. Horizontalschnitt durch die Madreporenplatte. *Fur*, Furchen der M.-P. Ok. 3, Obj. 2.

Das Septalorgan (Tafel 13, Fig. 12 und 16) konnte ich nicht histologisch näher untersuchen, da es ja etwa 14 Tage in der Entkalkungsflüssigkeit lag und dadurch sämtliche feineren Strukturverhältnisse dieses Organs zerstört worden sind. Sars war sich über die Bedeutung des »so called Heart« nicht im klaren und erwähnt nur, daß es als »problematical organ« von einer, »wide cuticular sheath« d. h. unserm heutigen schlauchförmigen Kanal eingehüllt ist. Dieser schlauchförmige Kanal (Taf. 13, Fig. 12) dient dem Steinkanal und dem Septalorgan als Anheftungsstelle. Der Steinkanal von *Brisinga cor.* ist in meinen Schnitten nicht mit der der medianen Längsleiste gegenüberliegenden Seite, wie es das Schema Ludwigs im Bronn p. 605 zeigt, an die innere Wand des schlauchförmigen Kanals angeheftet, sondern mit seinen seitlichen Teilen. Daß das Septalorgan von *Brisinga cor.* in der gleichen Beziehung zum Blutgefäß steht, wie bei andern Asteriden, und daß es Sars nach dem damaligen Stande

der Untersuchungen an einer richtigen Auffassung der Verhältnisse fehlen mußte, weist Ludwig (1878) nach. An meinen Schnitten machte das Organ einen gelappten Eindruck, enthielt bindegewebige Fasern und eine Menge der obenbeschriebenen Zellen der Blutgefäße, die wohl verhinderten, daß ein Kanalsystem, wie es Hamann (45) und andere Forscher beobachtet haben, gesehen werden konnte. Die fasrige Grundmasse erschien mir eher maschenförmig. Das ganze Organ, wie sein dünnes Anheftungsband, ist überzogen von dem inneren Epithel des schlauchförmigen Kanals.

### 4. Die Muskulatur.

Die Muskelfasern der Rückenhaut konnte ich durch das zeitweilige Vorhandensein länglicher Kerne nachweisen. Aber selbst durch entsprechende Färbemethoden war kaum ein Unterschied zwischen den in der Cutis verlaufenden elastischen Bindegewebsfasern und den dortigen Muskelfasern zu bekommen, wohl ein Anzeichen ihres gemeinsamen Ursprungs (Taf. 13, Fig. 8 und 9, Taf. 14, Fig. 18). In der braungebeizten Cutis kamen mit Orange G gelblich gefärbte Fasern vor, die eine innere Schicht am Peritonealepithel und eine äußere am Körperepithel bildeten. Stränge (Hamanns?) von gleicher Beschaffenheit verbinden diese beiden Schichten. Diese Fasern schienen mir muskulöse Differenzierungen des Bindegewebes zu sein und besondere Elastizität zu besitzen. Es waren diese Längsmuskelfasern auf vertikalen Querschnitten durch den Scheibenskelettring in der dortigen Rückenhaut deutlich zu sehen: Textfig. 9—12. Ringmuskelfasern fand ich hier ebensowenig wie in der Armrückenhaut.

Die Armmuskulatur war sehr gut mit Eisenhämatoxylin (Methode Pietschmann [62]) auf Armquerschnitten und auf vertikalen Längsschnitten nachzuweisen, desgleichen die Muskulatur zwischen den Skelettplatten des Scheibenringes. Die Muskulatur der Mundhaut zeigte vom Skelettrand der Scheibe zur elliptischen, ein wenig exzentrischen Mundöffnung verlaufende Radiär- und um die Mundöffnung verlaufende Ringmuskelfasern.

### 5. Das Nervensystem und der Terminalfühler.

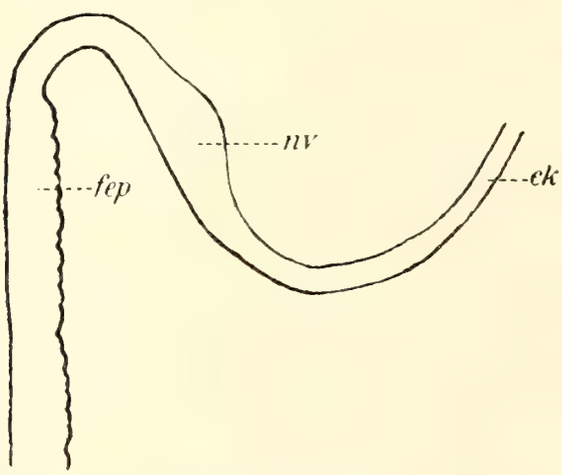
Das radiale Nervenband zeigt bei *Brisinga cor.* auf Querschnitten denselben dreieckigen Umriß, wie wir ihn bei vielen anderen Seesternen finden. Distal (Taf. 13, Fig. 14) ist es etwas flacher gespannt, als proximal (Taf. 13, Fig. 13). Auch die Histologie des Radialnerven (Taf. 13, Fig. 14) ist im wesentlichen wie bei dem entsprechenden Organ anderer Seesterne. Deutlich sichtbar sind die »Langeschen Nerven«, die an der Innenseite

der Bindegewebslage, welche an ihrer Außenseite den Radialnerven trägt, liegen. Die Körnerschicht des Radialnerven selbst ist distal an den seitlichen Teilen etwas verdickt (Taf. 13, Fig. 14), aber gegenüber der Anheftungsstelle des Septums an das Epithel des Pseudohämalkanals, als dessen Verdickung mir die obenerwähnten Langeschen Nerven erschienen, dünner und etwas ausgebuchtet. Ähnliche Strukturverhältnisse zeigt der Radialnerv von *Echin. sep.* Zu erwähnen ist, daß Lange (49) in bezug auf die Sarsschen Abbildungen Taf. VI, Fig. 2—5 sagt: »Ich kann nicht umhin, auch hinter den Abbildungen, welche George Ossian Sars in der schon zitierten Abhandlung von dem bandartigen Nerven der *Brisinga* gibt, solche Kunstprodukte zu vermuten«, nachdem er vorher gesagt hat: »Makroskopische Präparate der Seesternnerven, wie man sie in anatomischen Sammlungen findet, sind Kunstprodukte.« Bei der mikroskopischen Betrachtung von Quer- und Längsschnitten durch den Radialnerven fiel deutlich ein Unterschied in der Beschaffenheit der Zellkerne auf, den ich auch im Ringnerven und im übrigen Körperepithel, wenn auch dort weniger ausgeprägt, konstatieren konnte. Es treten Fig. 48 1. kleiner erscheinende, nur 0,00253 mm dicke, oft etwas gekrümmte, länglichere 0,0044 mm, mit Eisenhämatoxylin ganz dunkel gefärbte und 2. größere (0,004 mm), rundliche, im selben Schnitt heller gebliebene Kerne auf. Die ersteren sind die Hamannschen Sinneszellkerne, die zweiten seine eigentlichen Epithel- oder Stützzellkerne. Dieser Unterschied in der Beschaffenheit der Epithelzellen, den neben Hamann (45) auch Pfeffer (60) fand, wird von Cuénot (34 und 35) nicht anerkannt. Ferner konnte ich feststellen, daß zu einer Drüsenzelle, die auch im Radialnerven reichlich vorhanden waren, ein heller gefärbter, größerer Kern, also ein Epithelzellkern gehört. Die Merkwürdigkeit, daß sich bei *Brisinga coronata* Drüsenzellen im Nerven finden, verdient hervorgehoben zu werden. Bei *Echinaster sep.*, *Astropecten aur.*, *Asterina panceri* und *Palmipes membranaceus* fand ich ein solches Verhalten nicht, welches wohl als Beweis für eine besondere Aufgabe dieser Drüsenzellen, vielleicht die, ein leuchtendes Sekret zu liefern, aufgefaßt werden kann. Eine entsprechende Untersuchung anderer Tiefseeseesterne wird Ähnliches vermutlich auch dort ergeben, unter den Brisingiden wohl sicher bei den Genera *Brisinga*, *Odinia* und *Freyella*. Das Nervenepithel des Ringnerven geht auf die Mundhaut über, die gleichfalls solche Drüsenzellen enthielt.

Gegenüber der äußeren lateralen Füßchenlängslinie zeigt das Epithel etwas nach außen von dem Winkel, den diese dort durch Umbiegung in das Epithel des Armskelettes bildet, besonders aber auf der ihr direkt

gegenüberliegenden Seite eine ansehnliche Verdickung, die das gleiche Aussehen, wie der Radialnerv hat, so daß auf der ventralen Seite von *Brisinga coronata* außer dem radialen Nerven noch zwei laterale nervöse Anschwellungen verlaufen (Textfig. 8). In Querschnitten, die die Füßchen längs treffen, liegt dann in der Mitte der Ambulacralrinne der dreieckige Radialnerv und rechts und links diese nervöse Verdickung. Die beiden Vergleichsarten zeigten das gleiche Verhalten. Die Nervenfaserschicht des Epithels der Saugscheibe ist auf Längsschnitten durch die Füßchen als zwei auffällige nervöse Verdickungen rechts und links an der Basis der Saugscheibe wahrzunehmen.

Da unter meinem Material sich zwei gut erhaltene Fühler, die durch ihre relativ bedeutende Größe sofort auffallen und als äußerste Armspitzen leider besonders leicht abgebrochen werden, befanden, so untersuchte ich die histologischen Verhältnisse etwas genauer und fand die Sarssche Angabe bestätigt, daß die *Brisinga cor.* keine Augen besitzt, dafür aber ein sehr ausgeprägtes Sinnespolster, das an der Fühlerbasis etwas eingesenkt ist und auch oberhalb von dieser als Verdickung des Epithels erscheint (Taf. 14, Fig. 16). Ein Augenwulst oder Augenpolster, wie sie Seesterne mit Augen besitzen, kommt jedoch äußerlich nicht zustande. Die Verdickung nimmt gegen die Fühlerspitze hin ab, wird dort aber nochmals plattenartig dick, nimmt auf der Dorsalseite des Fühlers wieder ab und schwillt zwischen Fühler und Terminalplatte noch einmal kräftig an und geht endlich in den ventralen Epithelüberzug dieser Platte über. Wie Pfeffer (60) kann auch ich die Angaben Hamanns (45) bestätigen, daß hier, wie im Epithel des Radialnerven, zweierlei Zellelemente (Taf. 14, Fig. 17) vorkommen. Ferner finden sich im Fühlerepithel, besonders aber in seinen nervösen Verdickungen Kerne, die im Verhältnis zu denen des übrigen Nervenbandes sehr groß (0,0073 mm) und mit einem deutlichen großen Nucleolus ausgestattet sind, so daß man sie wohl als den von Hamann an jenen Stellen gefundenen und von ihm als Ganglienzellen bezeichneten zugehörig ansehen kann. Die Fasern der Stützzellen setzten nicht, wie Meurer es bei anderen Tiefseeseesternen beobachtet




Textfig. 8. Schematische Zeichnung der nervösen Verdickung des Epithels am Rande der Ambulacralfurche. *fep.* äußeres laterales Füßchenepithel; *nv.* nervöse Verdickung.

hat, unter Bildung eines kleinen Dreiecks an das Bindegewebe an, sondern verliefen einfach, selten geteilt, an der genannten Schicht zart umbiegend. Deutlich ist der Verlauf von Längsnervenfasern im Sinnespolster zu bemerken. In dem erwähnten Polster selbst fand ich keine Drüsenzellen, wohl aber in dem verdickten Epithel an der Tentakelspitze, in dem dorsalen Fühlerepithel und in der nun folgenden nervösen Verdickung (Taf. 14, Fig. 16). Nach außen von dem Sinnespolster liegt die gut sichtbare, an seiner Mitte etwas eingesenkte und an dieser Stelle ein wenig verdickte Cuticula, nach innen von der Bindegewebeschicht die auch den Füßchen eigene Längsmuskelschicht, so daß also der Sarssche Satz: It walls ... seem to want the layers of muscle peculiar to the water-feet« hinfällig ist. Die innerste Schicht ist das Epithel des radialen Wassergefäßes. Zur äußeren Form meiner beiden Fühler ist hinzuzufügen, daß sie sich nicht so wie bei Sars auf Taf. II darstellen, sondern wie wir es auf seiner Taf. VI sehen; sie waren keine »soft cylindrical plugs evenly rounded at the extremity«, sondern keulig, an der Basis schmal und von einem Sinnespolster umfaßt, an der Spitze dick (Taf. 12, Fig. 4 und 7). Dieser Unterschied beruht vielleicht auf Verschiedenheit der Füllungszustände und der Konservierung und ist wohl kein wesentlicher.

Die dem Füßchen zunächst liegenden »rudimentary water-feet« (Taf. 14, Fig. 16) zeigen eine stärker entwickelte Nervenschicht. Hamann (45) unterschied sie als Tastfüßchen, da sie keine Saugscheibe besitzen, sondern konisch zugespitzt sind. Das letzere trifft bei *Brisinga* nicht zu. Ferner sind sie hier gegenüber dem Fühler so klein, daß dieser wohl ausschließlich die Tastfunktion übernehmen muß. Da Mangold (1909) festgestellt hat, daß die Augen der Asteriden trotz Kristallkegel und feinerer Struktur, die Pfeffer (60) sehr genau beschrieb, keine Rolle als photische Sinnesorgane spielen, und da nach ihm die Organe der Photorezeption in der Haut liegen, also eine diffuse Lichtempfindlichkeit der Haut festgestellt wird, so ist erklärlich, daß die »Augen« bei vielen Tiefseeseesternen (wie Meurers Material, meine beiden Fühler und der in meinem Besitze befindliche Fühler vom Material der deutschen Tiefseeexpedition beweisen) ganz weggefallen sind, und die Tastfunktion in den Vordergrund tritt. Letzterer Satz wird durch die Bemerkung Meurers, daß kein Tiefseeseestern zurückgebogene Armspitzen aufgewiesen hat, was auch meine beiden Fühler und der mir vom Material der deutschen Tiefseeexpedition zur Verfügung stehende zeigen, bestätigt. Von den 21 von ihm untersuchten Arten machten hiervon *Porzellanaster waltharii* und *Porzellanaster vicinus* eine Ausnahme, zeigten aber ein »zwischen Tentakel und dem distalen Ende der Terminalplatte eingeschobenes fremdartiges

Gebilde«. Nach Mangold erklärt sich auch diese Aufkrümmung der Armspitzen, wie die bei oberflächlich lebenden Seesternarten, durch die Eigenschaft der Rezeption taktischer und chemischer Reize durch den frei im Wasser spielenden Fühler, so daß der obige von Ludwig und anderen aufgestellte durch meine Befunde bestätigte Satz seine allgemeine Bedeutung für die Tiefseeseesterne verlöre. Ergänzend ist zu bemerken, daß die Ergebnisse Mangolds eine teilweise Widerlegung in neuester Zeit durch Plessner (1913) erfahren haben, der durch Experimente feststellen konnte, daß die Augen von *Asterias rubens* und *Solaster papposus* sehr wohl Lichtunterschiede wahrnehmen, und die Tiere sich nach einem Lichtspalt, dessen Helligkeitsintensität ihnen zwar gleich ist, bewegen. Desgleichen wirkte Dunkelheit auf das Auge dieser Seesterne. Die sehr feine Lichtempfindlichkeit der Haut bestätigt Plessner. Da aus Mangel an Augen dem Fühler von *Brisinga coronata* eine besondere Lichtempfindlichkeit nicht zukommt, so besteht nach den anderen obigen Erörterungen kein Zweifel, daß wir es in dem Fühler von *Brisinga* mit einem »pure and simple feeler, a mere tentacle« und kaum mit einer »sort of organ af smell analogous to the so-called olfactory papillae in the Arthropods« zu tun haben. Auch die Bemerkung »At the extremity, it is surrounded by a thin transparent membrane a little raised from the proper wall, and here, a fine radial striation is observed« konnte ich nicht bestätigen. Vielleicht ist damit die plattenförmig verdickte Fühlerspitze (Taf. 14, Fig. 16) gemeint.

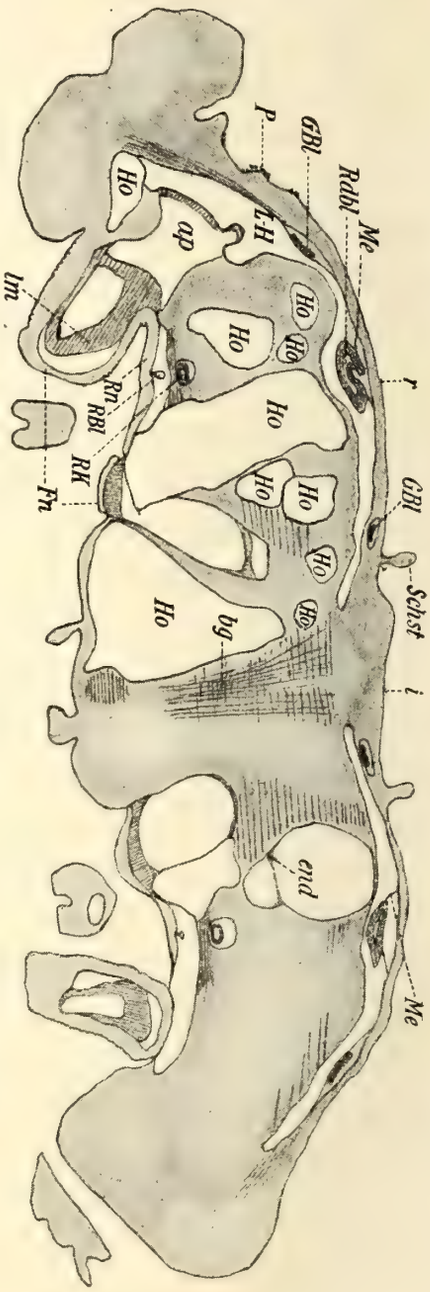
## 6. Die Verdauungsorgane.

Die Mundöffnung, die Mundhaut und die Mundstacheln sind bereits erwähnt und letztere von Ludwig (24) ausführlich behandelt, desgleichen der Skelettring der Scheibe. Wie schon Sars bemerkt hat (Taf. II, Fig. 9b), ist ein eigentlicher Ösophagus nicht da; die durch keinerlei Anhänge ausgezeichnete Umbiegungsstelle der Mundhaut in den Magen — also ein sehr kurzes Stück — ist als solcher aufzufassen. Der Magen (Textfig. 12) selbst trat besonders an der aufgehellten, gefärbten Scheibe hervor und zeigte viele Ausbuchtungen und Falten, die, wie die Stelle, die den After trug und diejenigen des dorsalen Magenteiles, von denen die radialen Blinddärme ausgingen, besonders deutlich gefärbt waren. Der Magen besteht aus denselben Schichten wie bei anderen Seesternen und besitzt, wie die radialen Blinddärme, sehr viele Drüsenzellen (Taf. 13, Fig. 15). Ihre Länge von der Höhe, in welcher die Epithelkerne des langen, hohen (0,0596 mm), zylindrischen Innenepithels liegen, bis zur Mündung in das Innere des Magens ist durchschnittlich 0,022 mm, und ihre Form

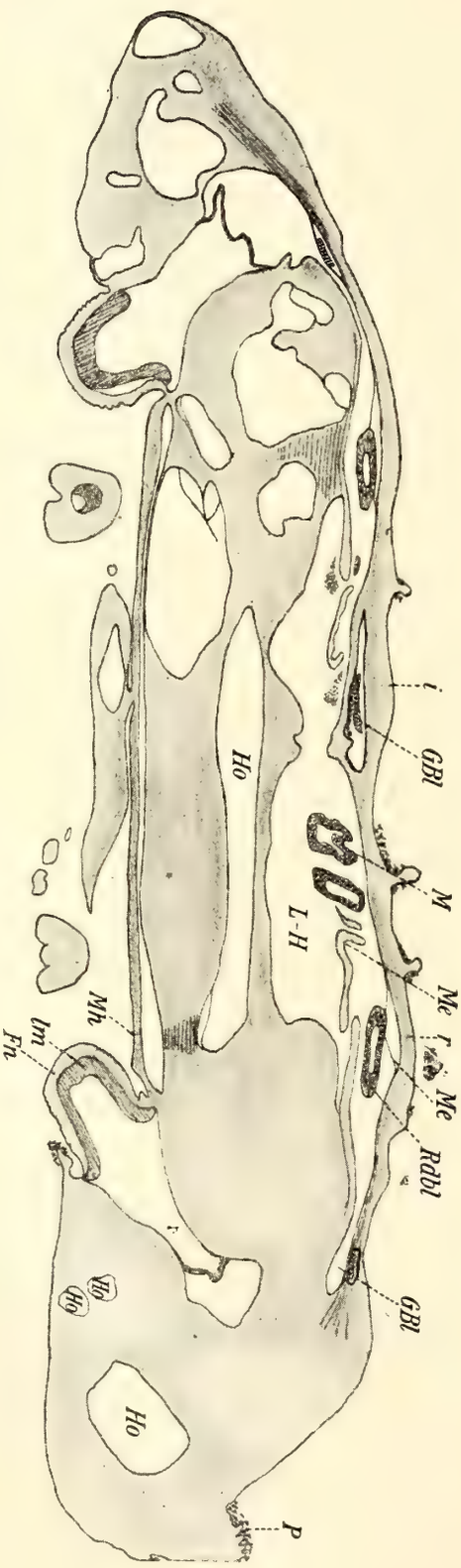
genau die der auf Textfig. 24 abgebildeten Schleimdrüsen von *Echin. sep.* War der Inhalt der Zelle entleert, so erschien sie mit Orange G zart gelblich gefärbt. Es sind in diesem Magenepithel auch dickere und viele entleerte Drüsenzellen vorhanden. Sars beschreibt die äußere und innere Oberfläche des Magens und weist auf die »peculiar radial corrugation« seiner Oberfläche hin und sagt: »I have not been able to find any central aperture in the upper wall.« Ludwig stellte aber schon 1878 fest, daß der Magen durch eine Öffnung mit den interradialen Blinddärmen in Verbindung steht, und diese wieder durch einen etwas exzentrisch gelegenen Porus in der Scheibenrückenhaut, der als After fungiert, nach außen münden (Taf. 15 Fig. 1 und 2). Diese Verhältnisse konnte ich durch meine Schnitte bestätigen, während Sars den Magen blind enden und den After einen Sekretionsporus der interradialen Blinddärme sein läßt, trotzdem er die »distinctly marked anular fold« = Kreisfalte gefunden hatte, die nur Seesterne mit After besitzen. Ein eigentlicher Enddarm fehlt, und schon Sars stellte fest, daß die »excretory passage« die Rückenhaut der Scheibe sehr schräg verlaufend durchdringt und so zu der elliptischen Form des Afters beiträgt.

Die radialen Blinddärme des Armes *c* unterwarf ich einer genaueren makroskopischen Untersuchung. Färben mit Boraxkarmin und Aufhellen mit Zedernholzöl erleichterten dies. In 3 mm Entfernung von der obenerwähnten senkrechten Abbruchstelle gabelte sich der unpaar vom Magen kommende Blinddarmast und zeigte im wesentlichen die von Sars Taf. III, Fig. 25 abgebildeten Verhältnisse. Jedoch fand ich an diesem unpaaren Ast keine Divertikel, wie Sars es zeichnet, wie denn auch in ihrem weiteren Verlauf die beiden Blinddarmstämme nicht so sehr mit Knäuel besetzt, sondern oft ganz einfach gebaut waren. Der rechte Blinddarm erstreckte sich bis zu 37 mm, der linke bis zu 38,1 mm in den Darm hinein von der Abbruchstelle an der Scheibe gerechnet, so daß die Sarssche Angabe »about to the end of the 1st third part of the arms« etwas kurz erscheint. Im Verhältnis zur ganzen Armlänge sind sie auffallend kurz. Auf Schnitten bieten sich die Blinddärme als ein sehr einfaches schlauchförmiges Gebilde dar (Taf. 13, Fig. 15; Textfig. 9—12) und sind im Innern bei weitem nicht so gefaltet wie die von *Echinaster sep.* Nur in der Gegend der Geschlechtsorgane springen einige Falten ventral in das Lumen der Armleibeshöhle vor, jedoch ist Ähnliches nicht einmal proximal an den noch unpaaren Teilen der Blinddärme zu sehen. Bei starker Vergrößerung sieht man auf dünnen Schnitten sehr viel Drüsenzellen und Sekretkörnchen. Die Drüsenzellen sind entweder lang gestreckt und haben an der Mündung eine verdickte Stelle, oder sie sind kurz und dick. Die ersteren Zellen

entsprechen allem Anschein nach den schlauchförmigen »Körnchenzellen« Cuénots, die letzteren seinen »Becherzellen«. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin traten auch größere, scheinbar nicht in geschlossene




Textfig. 9. Vertikaler Querschnitt durch die Scheibe *I*. Ok. 0, Obj. 1. (Nur die linke Hälfte mit Bezeichnungen versehen, die der rechten sind entsprechend.)




Textfig. 10. Vertikaler Querschnitt durch die Scheibe *II*. Ok. 0, Obj. 1. (Nur die rechte Hälfte mit Bezeichnungen versehen; die der linken sind entsprechend.)

Zellen gehörige Sekretkörnchen hervor, die wohl mit den später zu besprechenden Gebilden zu identifizieren sind. Eigenartig war das Vorhandensein von großen runden, wie Kerne aussehenden mit Eisenhämatoxylin

ganz schwarz gefärbten Körpern, die dem Lumen der Blinddärme zunächst lagen und den Eindruck erweckten, als läge nach innen zu von dem hohen zylindrischen Innenepithel, welches dem des Magens entspricht, noch ein niedriges kubisches (Taf. 14, Fig. 20). Eine Aufklärung über diese Verhältnisse brachten mit Hämalaun und Eosin gefärbte Querschnitte durch die gleiche Stelle, wobei sich diese großen schwarzen Punkte und vorhandene kleinere Schleimkörnchen leuchtend rot färbten im Gegensatz zu den blau erscheinenden Innenepithelkernen, die fast ausschließlich von diesen Körnchen aus nach dem Innern des Epithels zu liegen. Bei sehr starker Vergrößerung konnte man feinere Strukturen an ihnen wahrnehmen. Ich halte diese runden Gebilde für große Tropfen schleimigen Sekretes, das vielleicht intrazellulär ausgeschieden wird. Mit Orange G waren sie gelb gefärbt, und viele runde helle Stellen im Epithel zeigten an, daß der Schleim hier ausgestoßen war. Es kamen einzelne der im Mittel 0,0155 mm von ihnen entfernt und in sich auf gleicher Höhe liegenden, etwas länglichen, etwa 0,0055 mm großen und mit dunklen Nucleoli ausgestatteten Epithelkerne zwischen ihnen vor. Diese Tropfen hatten eine Größe von 0,0042 mm. Frenzel[1] beobachtete, daß die »farblosen Kugeln«, die seine »farblosen Wanderzellen« im Innenepithel des Magens anfüllten, später zusammenflossen und zuletzt nur noch einen einzigen großen Sekrettropfen lieferten. Dem geschilderten anatomischen Befunde nach zu urteilen, ist dasselbe in den Drüsenzellen der radialen Blinddärme der *Brisinga coronata* der Fall. Ludwig (25) hält diese Zellen für identisch mit den becherförmigen Schleimzellen Cuénots (34). Chapeaux[2] stellte fest, daß die radialen Blinddärme Fette emulgieren, die feinen Fetttröpfchen der Emulsion in die Zellen des Darmepithels eindringen (Taf. 14, Fig. 20) und von dort unverändert in die Leibeshöhle gelangen und hier von den Amöbocyten aufgenommen und gelöst werden. Auf dieses Innenepithel folgt nach außen eine sehr dünne Bindegewebslage und das Peritonealepithel. Ich konnte weder Ring- noch Längsmuskelfasern zwischen den beiden Schichten konstatieren, desgleichen keine Aussackungen an den proximalen Teilen der radialen Blinddärme, die Ludwig (1899) als Tiedemannsche Taschen bezeichnet wissen will und die *Echinaster sep.* sehr schön zeigt. Der Inhalt der radialen Därme lag in dünner Schicht, wie feiner Schleim durch Orange G zart gelblich gefärbt, dem inneren Epithel an.

---

[1] Frenzel, Joh., Beiträge zur vergleichenden Physiologie und Histologie der Verdauung. Arch Anat. Phys. Phys. Abt. 1892.

[2] Chapeaux, M., Sur la nutrition des Echinodermes in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 38.

Die interradialen Blinddärme, deren Verhältnis zu Darm und After nach den Untersuchungen Ludwigs (1878) durchaus dasselbe ist, wie bei den übrigen Asteriden, die aber Sars zu Unrecht als »Organs of secretion« in einem besonderen Abschnitt behandelt, sind früher schon Gegenstand unserer Betrachtung gewesen.

Die ausschließlich dorsal vorhandenen Aufhängebänder des Magens enthalten reichlich Bindegewebszellen. Die Mesenterien der radialen Blinddärme sind durch einen Intermesenterialsinus voneinander getrennt (Textfigg. 9—12; Taf. 14, Fig. 19).

Kiemenbläschen (Papulae) waren bei *Brisinga* auch auf Schnitten nicht nachzuweisen.

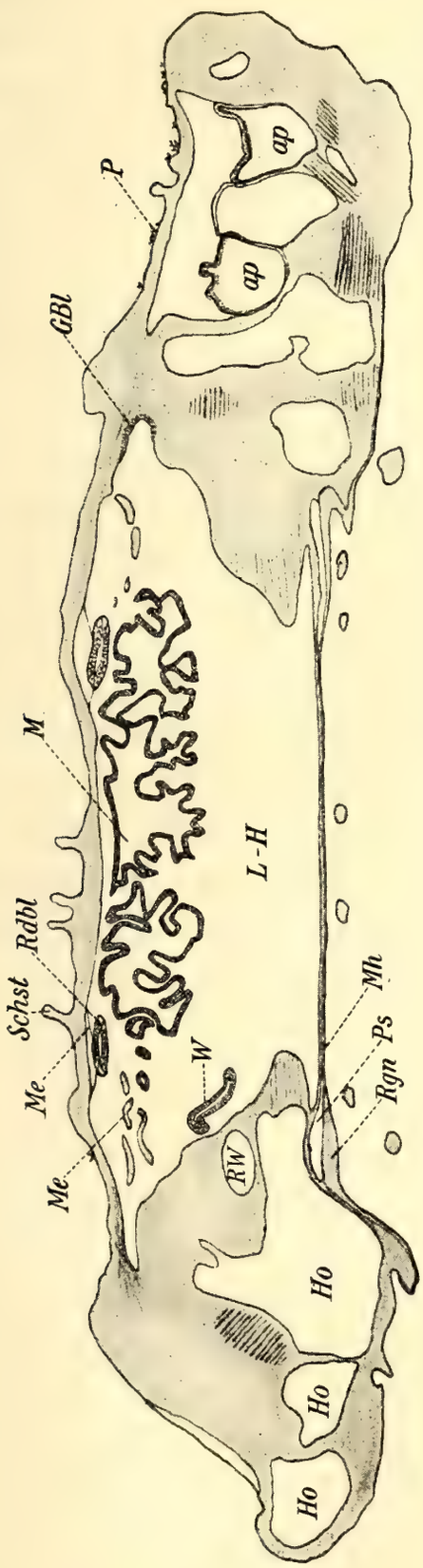
## 7. Das Blutgefäßsystem.

Von vornherein sei zu diesem Abschnitt bemerkt, daß dies System bei *Brisinga coronata* noch einer genaueren Untersuchung bedarf. Ich füge zu den die gänzlich falschen Ansichten von Sars über das Blutgefäßsystem berichtigenden Beobachtungen von Ludwig (1878) die Tatsachen, welche mir meine Schnitte über diese Verhältnisse boten. Ludwig wies 1878 den oralen Ring, den aboralen Ring, die radiären Blutgefäße und die Genitalstränge bei *Brisinga coronata* nach.

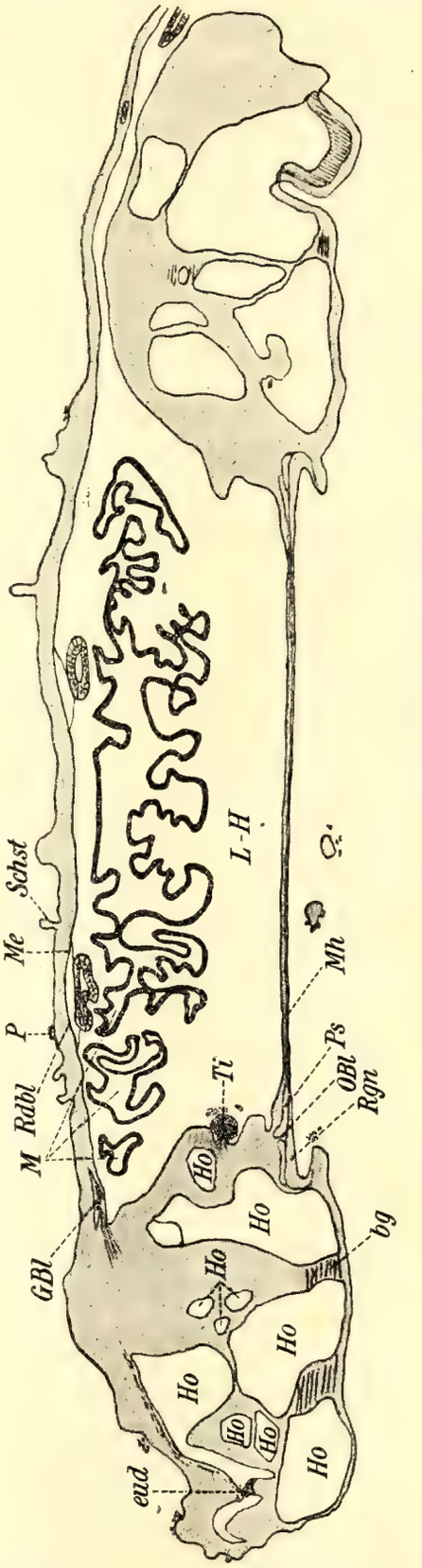
Der orale Ring zeigt im wesentlichen die von Ludwig (1878 Taf. 15, Fig. 4 und 5) in etwas schematischen Zeichnungen gegebene Form: Ein innerer und äußerer oraler Pseudohämalring, getrennt durch ein zwei Hohlräume enthaltendes Septum. Dieses Gefäß ist auf vertikalen Scheibenquerschnitten (Textfig. 12) gut zu erkennen und setzt sich mit dem ventralen Teile des Septalorgans in Verbindung und dadurch wieder mit dem aboralen Ring (= dorsales Ringgefäß).

Der aborale Ring selbst ist auf den vertikalen Scheibenquerschnitten (Textfig. 11 und 12) zu sehen. Das aborale Ringorgan war gleichfalls an die Wand des umgebenden Pseudohämalkanals, der oft das Epithel sehr schön zeigte, angeheftet. Meist entsprach jedoch das Bild denen auf den dargestellten Scheibenquerschnitten: ein Spalt im Bindegewebe, dessen Schicht der Leibeshöhle zu allerdings sehr dünn war und in dieser Lakune Zellen, die einen Hohlraum umsponnen hatten, aber durch Fixierung kollabiert erschienen. Oft war der Pseudohämalkanal fast ganz verschwunden und nur die vorhandenen Zellanhäufungen deuteten auf das vorhandene Gefäß hin. Da ich bei Ludwig und Hamann keine Schnittzeichnung fand, die den von mir angefertigten entsprechen, und ein Vergleich aller möglichen Schemata des Blutgefäßsystems bei Asteriden mit den im Schnitt oft recht verschieden aussehenden Verhältnissen auch

keine große Klarheit bringt, so schildere ich die Genitalgefäße so, wie sie sich mir auf Schnitten darboten. Ludwig (1878) sagt: »Öffnet man




Textfig. 11. Vertikaler Querschnitt durch die Scheibe *III*. Ok. 0, Obj. 1.




Textfig. 12. Vertikaler Querschnitt durch die Scheibe *IV*. Ok. 0, Obj. 1.

den durch die Anschwellung gekennzeichneten Armabschnitt, welcher die Geschlechtsorgane umschließt, in der dorsalen Mittellinie und klappt dann die Rückenwand nach den Seiten auseinander, um das von Sars

in Fig. 4 und 17 seiner Tafel III abgebildete Präparat darzustellen, so findet man (dazu Ludwig Taf. XV, Fig. 3) rechts und links von der Wirbelsäule ein Gefäß, welches von dem adoralen Ende des Armes herkommt, anfänglich ziemlich an dem Rande der Wirbelreihe hinzieht, dann aber sich allmählich etwas mehr davon entfernt, um die Basis der Geschlechtsorgane zu erreichen.« Dieses Gefäßgeflecht (Taf. 14, Fig. 19), das sich dadurch als Genitalgefäß auswies, daß es in Schnitten distal von den Geschlechtsorganen nicht aufzufinden war, lag in einem mit deutlichem Epithel ausgekleideten Pseudohämalkanal, war meist an dessen der Leibeshöhle zugekehrter Wand mit einem feinen Septum, das aus einer Zellage gleichen Epithels mit Bindegewebsfasern besteht, in seinem basalen Teile angeheftet und durch einen genau so beschaffenen mittleren Strang in zwei Blutlakunen (s. auch Taf. 13, Fig. 14) geteilt. Dies letztere Verhalten variiert (vielleicht sogar regelmäßig?), wie es ja im Septum des ventralen Pseudohämalkanals auch der Fall ist (Taf. 13, Fig. 13 und 14). Oft waren die Zellen des Gefäßgeflechtes zusammengeschoben; ferner konnte man bisweilen nur durch die regelmäßige Anordnung abgerissener Zellen erkennen, daß sie einmal ein so gleichmäßiges Epithel gebildet hatten. Ludwig (1878) schildert das »Herantreten des Gefäßgeflechtes an die Ovarialschläuche« und »daß es sich in den zwischen den beiden Lamellen der Ovarialwandung befindlichen Blutsinus fortsetzt«. Ob dies sich so verhält, ließ sich nicht feststellen. Die Bindegewebeschicht zwischen dem Pseudohämalkanalepithel des Genitalstranges und dem Cölomepithel war im Arm *c* dünn, im Arm *a* wesentlich dicker. Taf. 14, Fig. 18 stellt einen Schnitt durch dessen Genitalgefäß dar, und da hat es den Anschein, als ob diese Gefäße einfache Schizocöle seien: kein Epithel, keine Blutlakunen und eine starke Bindegewebeschicht nach dem Cölomepithel zu. Der regelmäßige Verlauf, die Färbung der Kerne, die bisweilige Andeutung eines Epithels und das oft erhalten gebliebene Aufhängeband, welches dann das Gefäßgeflecht gestielt erscheinen läßt, verscheuchen diese Zweifel. Oft waren in der trennenden Bindegewebeschicht auch Muskelfasern nachweisbar. Der Verlauf der Genitalstränge war sehr regelmäßig an den lateralen Teilen der Arme. So traten sie auch in den Verband der Scheibe ein, wie Textfig. 9 deutlich zeigt, die einen Querschnitt durch zwei Radien und einen Interradius darstellt. Die mittleren konvergieren (Textfig. 10) und dokumentieren ihren Übergang in den aboralen Ringkanal, während die äußeren im nächsten Schnitt (Textfig. 11) auch verschwunden sind, und das aborale Ringgefäß nur angedeutet, auf dem nächsten Schnitt aber wieder gut getroffen ist: Textfig. 12. Daß oft kein regelrechtes Gefäßgeflecht zu sehen ist, liegt an der starken

Anhäufung von Zellen, die lose in den entsprechenden Pseudohämalräumen liegen, und auf die weiter vorn eingegangen worden ist. Zu bemerken ist, daß distalwärts von den Geschlechtsorganen nie solche Gefäßgeflechte gefunden wurden. Die dort auftretenden Hohlräume waren entweder künstlich oder echte Schizocöle mit Bindegewebszellen und Zellfetzen angefüllt; hieraus folgt, daß nur ein sehr geringer Teil des *Brisinga*-Armes (in unseren Fällen ein reichliches Sechstel) dorsal verlaufende Blutgefäße aufweisen kann.

Über die Darmgefäße läßt sich Genaueres nicht berichten. Es sind dichte Anhäufungen derselben Zellen wie sie in den anderen Gefäßen vorkommen, vorhanden: außen an den Ausbuchtungen des Magens, wie auch an denen — besonders proximalen — der radialen Blinddärme. Ferner treten diese Zellen oft sehr dicht an die Genitalgefäße heran, die ja von den Blinddärmen nur durch Cölomepithel und eine oft sehr dünne Cutisschicht getrennt sind. Im Lumen des Magens selbst sind sie nicht zu finden, wohl aber die größeren Amöbocyten. Ein regelrechtes Gefäßgeflecht war nicht nachzuweisen.

Wesentlich klarer liegen diese Verhältnisse bei Betrachtung der Radialstränge und schon Ludwig fand 1878: »Die Übereinstimmung der Lagerungsverhältnisse von Nerv, Blutgefäß mit seinem Perihämalkanal ist eine so große, daß es überflüssig erscheint, einen der zahlreichen mir vorliegenden Schnitte hier abzubilden.« Wenn ich es trotzdem tue, so geschieht dies deshalb, weil wir in neuerer Zeit eine Bearbeitung der ventralen Bluträume haben (Pietschmann 62), die zum Vergleich zu der von Lange (49) aufgefundenen Tatsache herangezogen werden kann, daß das radiale Septum auf manchen Querschnitten ein verschiedenes Aussehen zeigt. Lange beobachtete diese Tatsache am Septum der »Nervenbahn« von *Asteracanthion* (jetzt *Asterias*) *rubens*. Bei *Brisinga coronata* bildet das Septum, wenn der untere Armquermuskel getroffen ist (Taf. 13, Fig. 14), zwei auf einem dünnen Stiel aus gleichem Gewebe sitzende Schleifen, so daß zwei Blutlakunen entstehen. Das Epithel, welches dieses einfache Septum bildet, kommt aus dem Epithel des Pseudohämalkanals, den es teilt, und stößt dorsal an seine epitheliale Auskleidung, ohne in sie überzugehen. Bei Betrachtung mit Immersion zeigte sich, daß feine Stränge der bindegewebigen Schicht, die ventral dem unteren Armquermuskel aufliegt, dieses dünne Epithel durchdringen, das Septum anheften und in der beschriebenen Weise halten. Die Schleifen entstehen gleichsam durch Teilung der sie stützenden, ihren unpaaren unteren Teil bildenden pseudohämalen Epithelzellschicht und gehen, nach Umbiegung unter Bildung der zwei Lakunen wieder in ein Band vereinigt, zur Ur-

sprungsstelle zurück. Anders bei Armquerschnitten, die den Armquermuskel nicht trafen (Taf. 13, Fig. 13). Der Wassergefäßkanal ist in solchem Falle oval (die zu dem Vorhergehenden gehörige Zeichnung Taf. 13, Fig. 14, vgl. einen an dieser Stelle beschädigten Schnitt; der Wassergefäßkanal ist dort in Wirklichkeit rund). Das Septum steigt in diesem Falle auch aus dem Epithel des Pseudohämalkanals, das den erwähnten Langeschen Nerv bildet, empor und teilt sich über seiner unteren Hälfte in zwei einfache Streifen, die wieder an das einschichtige dorsale Epithel des Pseudohämalkanals anstoßen, mit ihm in der eben beschriebenen Weise in Berührung treten und gleichfalls so angeheftet gehalten werden. Es wird also nur eine große Lakune gebildet und keine Teilung in zwei durch Umbiegen der lateralen Septenteile bewirkt. Das Septum besteht bei genauerer histologischer Untersuchung aus einer Schicht von Epithelzellen, die den Pseudohämalraum auskleiden. Zwischen diesen Zellen treten besonders an den Teilungsstellen des Septums feine Stränge auf, die bindegewebiger Natur sind. Seine Form konnte leider mit keinem der von Meurer in einem Anhang seiner Arbeit »Über Augen bei Tiefseeseesternen« bei neun Arten beschriebenen Septen verglichen werden, da dort keine Abbildung dazu gegeben, und aus der sehr kurzen Beschreibung keine Vorstellung zu gewinnen ist. Sars hat weder das radiale noch das dorsale Septum gekannt und konnte daher auch nicht die entsprechenden Gefäße beschreiben, wohl aber kannte er die radialen und oralen Pseudohämalräume p. 32 (Taf. III, Fig. 1). Daß der orale Pseudohämalkanal, da ein den oralen Gefäßring tragendes Septum vorhanden ist, in einen äußeren und inneren Pseudohämalring zerfällt, braucht nur noch hinzugefügt zu werden. Über das Septalorgan ist im Kapitel »Wassergefäßsystem« einiges gesagt, desgleichen über die dort und in den Blutlakunen vorkommenden Wanderzellen, die Sars entgangen sind, da er in den »real blood globules« (p. 32) die im Verhältnis zu den Wanderzellen des Bindegewebes und denen der Blutlakunen sehr großen »Amöbocyten« gesehen hat, die nicht in den Blutlakunen vorkommen und im gleichen obigen Kapitel näher beschrieben sind. Schließlich sei zu diesem Kapitel noch erwähnt, daß Ludwig (1899) folgende Namensänderungen eingeführt wissen will: Für Septalorgan: Zentralgeflecht des Blutgefäßsystems, für das orale Ringorgan: oraler Blutgefäßring, für die Radialstränge: radiale Blutgefäße, für das aborale Ringorgan: aborales Blutgefäß, für die Genitalstränge: Genitalblutgefäße und für die Darmstränge: Darmblutgefäße. Ich wandte diese Bezeichnungen nur in den Figuren an.

## 8. Die Leibeshöhle.

Die Leibeshöhle ist nicht durch radial verlaufende Septen (= Interbrachial- oder Interradialsepten) in mehrere abgegrenzte Räume zerlegt. Sie zerfällt nur in einen zentralen, zur Scheibe gehörigen Teil und in die in die Arme führenden radialen Abschnitte. Das ihr Inneres auskleidende Epithel überzieht alle in ihr liegenden Organe. Es ist einschichtig und sehr dünn. Wimpern konnte ich wohl infolge Behandlung mit Säure nicht nachweisen. Das Enterocöl enthält die im Kapitel Wassergefäßsystem näher behandelten großen Wanderzellen. Nach Hamann (45) sind die Wanderzellen im Enterocöl und Hydrocöl losgelöste Epithelzellen, diejenigen in den Schizocölräumen, der Bindesubstanz und den Blutlakunen aber aus der Bindesubstanz hervorgegangen; eine Vermutung, die durch den morphologischen Unterschied dieser Zellgebilde bei *Brisinga coronata*, ihr zweiter Teil im besonderen durch die Verhältnisse auf Taf. 12, Fig. 8 und 9 gestützt wird, wo sie sich verschieden weit aus dem Bindegewebe differenziert darbieten.

## 9. Die Geschlechtsorgane.

Zu einigen makroskopischen Untersuchungen diente Arm *c* (Textfig. 2). Sie ergaben, daß der Genitalporus wesentlich anders lag, als Sars es auf Taf. I, Fig. 12a und Taf. III, Fig. 25cc darstellt. Zunächst war er selbst auf dem aufgehellten und gefärbten Exemplar bei weitem nicht so deutlich sichtbar, wie Sars es zeichnet, oder wie bei *Brisinga endecacnemos* in der Sammlung des Leipziger Zoologischen Institutes. Hier sah man die Ausmündungen der Geschlechtsorgane durch kleine Kalkwälle deutlich markiert zwischen den Kalkquerrippen liegen, während ich bei diesem Arm von *Brisinga coronata* einen Schlitz (Textfig. 2) fand, dessen oberer Teil rund und offen und leicht mit einer Sonde zu begehen, dessen unterer aber von einer Membran bedeckt war. Er lag 1,72 cm von der Abbruchstelle des Armes entfernt. Die nähere Untersuchung zeigte, daß der Schlitz 0,6 mm lang und hantelförmig war, d. h. erweiterte Enden aufwies. Das nach den Füßchen zu gelegene Ende und dessen Verbindungsstück mit dem oberen Ende waren mit der erwähnten Haut bedeckt. Das obere Ende war offen und stellte den eigentlichen Ausführporus der Geschlechtsorgane dar. Der Schlitz, dessen Ränder verkalkt und aufgewölbt waren, erstreckte sich von links oben nach rechts unten in einen Winkel von etwa 45° gegen den lateralen Armrand hin, mit seinen Rändern ungefähr der 7. Kalkquerrippe (= 13. Kalkrippe überhaupt) gleichlaufend, von der er nur durch seinen aufgewölbten Rand

getrennt war. Ich schilderte diese Verhältnisse etwas ausführlicher zum Beweis, daß sie variieren, jedenfalls nicht immer das etwas schematisierte Verhalten der erwähnten Sarsschen Abbildungen zeigen.

Auch ergibt sich auf Armquerschnitten bei weitem nicht immer die Lage der Organe wie auf Taf. III, Fig. 3 bei Sars. Oft sind mehrere Geschlechtsschläuche angeschnitten, so daß die radialen mehr oder minder stark ausgebuchteten Blinddärme weiter nach den Seiten gedrängt und auf gleicher Höhe mit jenen liegen. Die Geschlechtsorgane selbst färbten sich dunkler als die übrigen Armteile und bestanden aus zwei Paketen von Schläuchen, die symmetrisch rechts und links im Arm lagen. Sie begannen in etwa 16 mm Entfernung von der Abbruchstelle und erstreckten sich bis etwa 24 mm, also ungefähr über 8 mm, ein Beweis, daß das Tier sicher nicht zur Fortpflanzungszeit gefangen worden ist. Die Pakete waren auch nur 2 mm dick. Sie münden beide an den Seiten getrennt. Zwischen ihnen waren die radialen Blinddärme zum Teil sichtbar, und das rechte der beiden Pakete war ein wenig größer. Der oben näher geschilderte Genitalporus lag mehr nach ihrem proximalen Ende zu. Sars fand ihn fast symmetrisch in der Mitte der Geschlechtsanschwellung. Die Geschlechtsschläuche selbst zeigen eine ziemlich starke Bindegewebeschicht, die auf allen Schnitten durch einen lakunären Raum, der bisweilen von feinen bindegewebigen Fäden durchzogen wird, in eine äußere und innere Lamelle geteilt war. Ein endothelartiger Überzug — man sah dies deutlich an der Lage und Anordnung der in dem Belag liegenden Kerne — kleidet diesen Blutsinus aus. Die früher beschriebenen Blutgefäße stehen mit ihm nach Ludwig (52) derartig in Beziehung, daß ihre Lumina sich in ihn fortsetzen. Der direkte Nachweis hierfür gelang mir, wie erwähnt, bei *Brisinga* nicht, doch läßt sich auf Grund der geschilderten anatomischen Verhältnisse auch für sie die Gültigkeit des obigen Ludwigschen Satzes annehmen. Eine Muskellage fand ich in der Hodenschlauchwandung nicht, wenn auch einige auffälliger erscheinende Gewebestränge muskuölser Natur sein mögen. Ihr Innenepithel zeigt deutliche Differenzierungen in Ursamenzellen, Spermatocyten I. und II. Ordnung und Spermatiden, denen zu innerst die den Hohlraum der Schläuche prall ausfüllenden Spermien folgen. Die Geschlechtsschläuche waren denn auch mit Eisenhämatoxylin ganz dunkel gefärbt durch die Unsumme der in ihnen vorhandenen Spermatozoen. Beim Betrachten mit stärksten Systemen findet man, daß der Kopf rundlich, an der Ansatzstelle des Schwanzfadens aber ganz wenig spitzenförmig ausgezogen ist und in seinem vorderen Teile eine helle glänzende Stelle aufweist, die wohl das Grübchen andeutet, in dem nach Bronn (1899) das Centrosoma

liegt. Der Kopf war etwa 0,0029 mm groß. Da keine besonderen Präparate von Spermatozoen der *Brisinga* gemacht wurden, so konnte ich die Länge des Schwanzfadens nicht genau bestimmen. Sicher ist er 15—20mal länger als der Kopf und im Hodenschlauch bilden diese Fäden ein filziges Geflecht. Ein Mittelstück war wohl infolge der Behandlung mit Säure nicht zu sehen, wohl aber einige Mitosen der Zellen im inneren Hodenschlauchepithel. Die Hoden selbst sind nach Sars anders gefärbt (weiß) und komplizierter (in many ways bent and lobed) gestaltet als die Ovarien, die rötlich gefärbt und einfache längliche wenig verzweigte Röhren sind, so daß beide leicht schon makroskopisch zu unterscheiden wären. Ich konnte dies nicht bestätigen, da die Arme *a* und *c* Hoden, ein Armstück nichts und ein Armstück von einem jüngeren Exemplar nur auf einigen Schnitten Ovarialschläuche enthielten.

Die wenigen Ovarialschnitte (Taf. 13, Fig. 15, Taf. 14, Fig. 20) zeigen, daß sie einem noch nicht geschlechtsreifen Tiere oder dem äußersten Ende eines Ovarialschlauches eines erwachsenen Tieres zukommen können, denn ich fand in ihnen kein reifes Ei. Die dort sich findenden Zellen, 0,0078 mm groß, mit einem ungefähr 0,00225 mm großen Kern, waren jedenfalls alle noch in Entwicklung begriffen, ganz verschiedene, aber ganz junge Stadien und alle noch ohne Gallerthülle (nach Sars »distinct light enveloping membranae (corion) of the larger egg cells«). Zwischen und an diesen größeren Zellen, die hellere glänzende Plasmanuancierungen zeigen, und von deren im Centrum liegendem schwarzem Kern radiär schwärzliche Punktreihen zu gleichbeschaffenen Körperchen an der Zellwand ausstrahlen, lagen verstreut, besonders nach dem Lumen zu, gekrümmte längliche Epithelzellkerne, die dreimal größer als der Kern der näher beschriebenen größeren Zellen waren. Von den Blutlakunen in der Ovarialschlauchwand gilt dasselbe, was bei der Besprechung der Hodenschläuche gesagt ist.

## 10. Einige physiologische, ökologische und phylogenetische Bemerkungen.

Zu dem Kapitel, in welchem Sars die Bewegung der *Brisinga* behandelt, ist hinzuzufügen, daß ich die Ampullenwände, wie oben näher erläutert, nicht dünner als die anderer Seesterne fand, daß also bei ihrer Kontraktion das Wasser in den Ventiltaschen angestaut wird, und daß dadurch die Wände des Ventilspaltes (unterstützt durch Kontraktion der Ringmuskelfasern) angezogen werden und sich aneinander legen, und so ein Rückfluß des Wassers in den Radialkanal verhindert wird. Also ganz wie bei den anderen Seesternen wirken die Ampullen bei Schwellung der Füßchen aktiv mit und nicht »only the muscles imbedded in their

walls«. Es sind in ihren Wänden keine Ringmuskelfasern festzustellen, so daß also die Längsmuskelfaserschicht gleichfalls wie bei anderen Seesternen hauptsächlich beim Ansaugen der Füßchen in Aktion tritt. Ziehen sich die Längsmuskelfasern als Auskleidung des zentralen Füßchenkanals zusammen, so wird der mittlere Teil der Saugscheibe zurückgezogen, während der überstehende Rand luftdicht an der Wand haften bleibt. Manche Längsschnitte durch die Saugscheibe zeigten diesen Zustand. Daß Bewegungen wie Kriechen und Klettern, besonders an unebenen Oberflächen, von dem Klebstoff der in den Füßchen vorhandenen Drüsenzellen unterstützt wird, erscheint mir wahrscheinlich, nachdem Mangold (54) auch von den saugscheibenlosen Füßchen der *Astropecten*-Arten annimmt, daß bei ihrem Anheften neben der von Romanes & Ewart (69) beobachteten Bildung eines luftverdünnten Raumes an dem seitlichen Teile der Füßchenspitze, die von J. Sterzinger (73) bei *Astropecten aur.* entdeckten, von mir ohne Kenntnis ihrer Arbeit gleichfalls gefundenen Schleimdrüsenzellen in Aktion treten.

Von den Sinnesempfindungen scheint mir der anatomischen Beschaffenheit, der Größe und der Lage des Terminalfühlers nach zu urteilen der Tastsinn am ausgeprägtesten zu sein. Den Fühler als Geruchsorgan anzusprechen, wie Sars es tat, vermag ich nicht, vielmehr wird man hierfür nach den Versuchen von Prouho (65) die dem Terminalfühler naheliegenden Tastfüßchen, die ohne Saugscheibe, sondern mit einer starken Nervenschicht ausgestattet sind, ansprechen, denen wieder andre Forscher wie den Ambulacralfüßchen ein Schmeckvermögen zuschreiben (Nagel: Heft 18, Bibliotheca zoologica 1894). Daß der Geruchssinn, dem schon Sars ein besonderes Organ zuschreiben wollte, bei den Seesternen jedoch auch gut ausgeprägt sein kann, wurde von Preyer (63) und Romanes & Ewart (69) nachgewiesen. Die Tastfüßchen erscheinen mir, wie im Kap. Nervensystem näher ausgeführt ist, zum Tasten selbst weniger geeignet.

Die Ansicht von Sars, daß die »real organs of feeling or tentacles« die Füßchen der *Brisinga* sind, ist durch die Versuche von anderen Forschern (Preyer [63]) und in neuester Zeit durch Mangold (55), der die Füßchen auch besonders empfindlich für chemische Reize fand, bestätigt worden.

Die Haut der *Brisinga* hält Sars für »susceptible of a rather fine sensation of more general kind«. Diese Meinung ist dahin zu berichtigen, daß die Haut der augenlosen *Brisinga* besonders lichtempfindlich sein wird, in größerem Maße als die der von Mangold (55) zu seinen Versuchen benutzten Seesternarten, die »Augen« besaßen. Plessner (1913) bestätigt diese feine diffuse Lichtempfindlichkeit der Haut bei Seesternen.

Nach Sars stehen die Pedicellarien im Dienste der Ernährung. Daß sie sich am Klettern beteiligen, wie Romanes & Ewart (69) an anderen Seesternen feststellten, ist ihrer Größe und Verteilung nach ausgeschlossen.

Über die Bewegung ihrer Zangenstücke ist oben Ausführlicheres gesagt.

Zur Nahrung der *Brisinga* habe ich zu erwähnen, daß ich in ihrem Magen außer einzelnen Chitinteilen von Tiefseekrustern ein guterhaltenes Exemplar solcher Tiere fand, welches Antennenteile, Extremitäten mit Borsten und Facettenaugen mit etwa 66 Facettengliedern aufwies. Letztere zeigten wohlausgebildete 0,0323 mm große Kristallkegel und sehr stark entwickeltes Pigment.

Im Kapitel Blutgefäßsystem wurde festgestellt, daß die Leibeshöhle kein »one great single blood-reservoir« ist, daß sich das Blut in Gefäßen bewegt, und daß die von Sars p. 32 und 49 erwähnten Kanäle die radialen Pseudohämalkanäle sind, welche erst die radiären Blutgefäße enthalten, die wiederum von dem oralen Blutgefäßring ausstrahlen. Das Septalorgan ist der Anhäufung von Zellen und der Struktur nach auch bei *Brisinga* eine lymphoide Drüse.

Da die *Brisinga coronata* keine Kiemenbläschen besitzt, so nahm Sars an, daß durch die dünne Haut der Ampullen ein Gasaustausch des dort vorhandenen Wassers mit der Leibeshöhlenflüssigkeit möglich sei, und daß die direkte Wasseraufnahme in die Leibeshöhle selbst auch eine Reinigung und Erhaltung des Blutes bewirke. Ludwig (1878) vermutet gleichfalls, daß durch die einzigartige Dünnheit des dorsalen Integuments, insbesondere der Arme der *Brisinga*, ihrem Respirationsbedürfnis Genüge geleistet wird, eine Ansicht, der man beim Betrachten dieser Tiere beipflichten muß.

Die Betrachtung der interradialen Blinddärme als besondere Sekretionsorgane (blood purifying organ similar to the kidneys in the higher animals) ist durch Ludwig 1878 insofern widerlegt, als die Rektaldivertikel bei *Brisinga* das gleiche anatomische Verhalten wie bei anderen Asteriden zeigen, ihnen also wohl auch die gleiche Funktion d. h. Nachverdauung durch Fermentbildung zukommt. Die eigentlichen Exkretionsorgane werden bei *Brisinga coronata* wie bei anderen Seesternen die Wanderzellen der Leibeshöhlenflüssigkeit sein, die ich als Beweis der Fähigkeit, in die verschiedensten Organe des Körpers einzudringen, in den Ampullen, im Wassergefäßkanal, im Magen und in der Leibeshöhle fand; nur werden sie nicht durch die Kiemenbläschen und die Madreporenplatte, wie bei anderen Seesternen, sondern durch das ganze, äußerst dünne, dorsale Integument und diese Platte auswandern.

Da die beiden Arme meines Materials sehr schlank waren und die Geschlechtsanschwellung keineswegs besonders auffiel, so waren diese Tiere auch nicht geschlechtlich tätig zu der Zeit, als sie gefangen wurden (August 1912). Es zeigt sich also, daß die Fortpflanzungszeit der *Brisinga* im Mittelmeer nicht in die Sommermonate fällt, im Gegensatz zu der von Sars an seinen nordischen Formen beobachteten: »With regard to the time for propagation it appears chiefly to be limited to the summer month.«

Als Kuriosum ist zu erwähnen, daß sich in der Leibeshöhle auf vertikalen und horizontalen Querschnitten durch die Scheibe meines Exemplars und zwar zwischen Magen und Scheibenskelettring (Textfig. 11) ein kleiner Wurm von dem Aussehen eines Nematoden fand, der wohl endoparasitisch gelebt haben kann. Diese Tatsache wäre insofern eigenartig, als wir (Bronn 1899) überhaupt nur fünf endoparasitisch in Seesternen lebende Tiere kennen. Unter diesen ist kein Wurm. Die Würmer sind dort wie alle andern Parasiten als Ektoparasiten genannt. Dieser kleine Wurm hatte eine Länge von ungefähr 0,65 mm; deutlich trat Ösophagus und Darm hervor.

Sars ist der Meinung, daß eine ungeschlechtliche Vermehrung der *Brisinga coronata* durch Kometenformbildung sehr wohl möglich sei. Er sagt, da ihm »the frequently very unequal development of the arms or rays« auffiel, und dieser Zustand als »the general rule« erscheint, daß er hierin »a more normal phenomenon, ... a spontaneous detachment of one or more of its symmetrical principal parts (Antimera) ...« erblickt, »to effect a non sexual propagation«. Nun folgert er weiter, daß der abgebrochene Arm eine neue Scheibe und diese durch eine Art Knospung die anderen Arme hervorbringt. Als Beweis führt er die Selbständigkeit der Seesternarme und besonders der unserer Art an und daß eine solche Fortpflanzung in einzelnen Fällen in »much more centralised star-fishes [*Asterias* und *Ophidiaster*]« stattfindet. Demgegenüber ist hinzuzufügen, daß bis jetzt Kometenformen, denn eine solche Bildung müßte bei dieser Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung entstehen, nur bekannt sind bei *Ophidiaster* (Häckel [43]), bei *Linckia multifera*[1], von Sarasin und Hirota[2], bei *Asterina tenuispina* von v. Martens und *Labidiaster radiosus* Studer. Im Bronn steht, daß außer den obenerwähnten

---

[1] *Linckia multifera* steht im Bronn p. 656 als *L. multiformis* und p. 713 als *L. multifera* angegeben. In den neusten Arbeiten findet sich der richtige Name dieses Tieres: *Linckia multiforis* (Becher; Ziegler-Wörterbuch 1912).

[2] Zit. Bronn p. 713.

Kometenformen durch Sars bei *Brisinga coronata* gleichfalls welche bekannt geworden seien. Nach den oben angeführten Zeilen ist das nicht richtig. Sars erkennt nur die große Wahrscheinlichkeit einer Kometenformbildung (also einer non sexual propagation) bei *Brisinga* an. Eine Meinung, der ich mich durchaus nicht anzuschließen vermag, denn die neuesten Experimente haben bewiesen, daß die Bildung von Kometenformen nur dann erfolgt, wenn ein Fünftel der Scheibe an dem losgelösten Arm vorhanden ist. Dieser Fall ist sogar noch die Ausnahme, denn in der Regel tritt die Regeneration zum vollen Tier nur ein, wenn die Hälfte der Scheibe noch am Arme verbleibt (Helen Dean King: Regeneration in *Asterias vulgaris*. Arch. Entw.-Mech. 7. Bd. 1898). Nun haben Sars und Ludwig, was übrigens auch mein Arm *c* zeigt, feststellen können, daß die Arme bei *Brisinga cor.* stets sehr leicht und sehr scharf an der Scheibe und zwar immer an der von Ludwig genau bestimmten eingangs erwähnten Stelle abbrechen, also nie etwas von der Scheibe an dem losgelösten Arme verbleibt, und die Regeneration demnach ganz unwahrscheinlich ist. Ferner ist zu beachten, daß echte Kometenformen eigentlich nur bei *Linckia multiforis*, wo diese Art der Fortpflanzung sogar die Regel sein soll, wirklich beobachtet worden sind, wenn man von Vermutungen und einmaligen solchen Angaben bei Haeckel und v. Martens absieht, und diese Art im Verhältnis zu den *Brisingiden* wenig Arme — die Exemplare der Leipziger zoologischen Sammlung hatten fünf und sechs (Kometenform!) — besitzt, eine Tatsache, die bei Neubildung einer ganzen Scheibe mit allen Armen sicher schwer ins Gewicht fällt. Ferner hält Ludwig (1899) nach Kenntnis der Experimente von Helen Dean King die Kometenformbildung bei den Asteriden für ausgeschlossen, und ich möchte diese Vermutung auch auf die Brisingiden, die nächsten Verwandten der Asteriden, ausdehnen. Hierzu ist noch zu erwähnen, daß Haeckel (43) nach Untersuchung von 51 Exemplaren der Gattung *Ophidiaster* über die Kometenformbildung schreibt: »Bei gewissen Seesternen lösen sich die Arme freiwillig von der Scheibe, und jeder abgelöste Arm repoduziert die ganze Scheibe nebst übrigen Armen. Bei manchen ist gar kein Teil der Scheibe mehr an den sich ablösenden da.« Das Experiment wird also die höchst interessante Frage zu entscheiden haben, ob die Bildung von Kometenformen bei Seesternen nur in der obigen von Helen Dean King angegebenen Einschränkung oder in der Haeckelschen Weise oder auf beide Arten vor sich geht.

Die Regenerationskraft der Scheibe und der an der Scheibe verbliebenen Arme ist bei *Brisinga*, wie in den einleitenden Worten geschildert ist, sehr groß, so daß es mir sehr wahrscheinlich erscheint, daß die

Scheibe sämtliche Arme neu bilden kann. Die distalen Armenden sind wegen ihrer Dünnheit stets gefährdet und fast immer regeneriert. Aber auch in der Mitte des Armes tritt Regeneration ein nach Sars, der sogar eine Bifurkation eines Armes abbildet und die Autotomie der *Brisinga*, und zwar meiner Meinung nach, mit Recht für feststehend ansieht.

In ausführlichen Worten sucht Sars in einem weiteren Kapitel »On Homology and Affinity« nachzuweisen, daß die Asteriden »the eldest group of Echinoderms« sind, von denen sich alle anderen Echinodermen herleiten, trotzdem er auch weiß, daß seit langer Zeit die Crinoiden hierfür galten. Von den rezenten Seesternen hält er wieder die Brisingiden für die älteste Gattung und für einen »isolated surviving representative of the Echinoderms of primitive times«, indem er auf ihre große Ähnlichkeit mit dem »oldest known star-fish *Protaster*« hinweist. Demgegenüber ist festzustellen, daß Ludwig den Beweis erbracht hat, daß die Ordnung der Cryptozonier, deren zehnte und letzte Familie die Brisingiden mit den 6 Gattungen *Brisinga*, *Odinia*, *Freyella*, *Labidiaster*, *Gymnobrisinga* und *Colpaster* bilden, die jüngere der beiden Seesternordnungen sind. Ludwig (24) weist ferner darauf hin, daß die Organisation der Brisingiden auf *Asterias*-ähnliche Formen hindeutet und unterstützt so die Sladensche Vermutung, daß die Brisingiden die jüngste Seesternform sind, und stürzt die gegenteilige Behauptung und zugleich diejenige von Sars, daß die Brisingiden unter den rezenten Seesternen eine isolierte Stellung einnehmen. Ferner hat Ludwig schon 1878 jede Beziehung der *Brisinga* zu dem fossilen *Protaster* abgelehnt und angeführt, daß damals die Verwandtschaft dieses Seesternes mit den Asteriden noch gar nicht feststand, und *Protaster* von manchen Forschern für einen echten Schlangenstern gehalten wurde. Heute wird er nach Schöndorf (Jahrb. Nassau. Ver. Nat. Wiesbaden 63. Bd. 1910) zu der zweiten Klasse »Auluroidea« des 3. Unterstamms der fossilen Echinodermen (= Asterozoa) gerechnet, eine Klasse, die sich allerdings äußerlich zum Teil an die Ophiuriden, zum Teil aber auch an die Asteriden anschließt, die jedoch überhaupt keinen rezenten Vertreter besitzt und schon im Silur auftrat. Da die rezente Gattung *Asterias* erst im Lias auftritt und *Brisinga* ihr ähnlich ist, so wird letztere also kaum bis in das vier Formationen ältere Silur zurückreichen. Da wir heute wissen, daß echte fossile Seesterne im jüngeren Kambrium äußerst selten, sicher und häufiger erst im Silur, die Crinoiden aber schon im Mittelkambrium, vielleicht sogar Unterkambrium aufgetreten sind, so fällt die obige Sarssche Bemerkung, die den Seesternen das höhere Alter zuschreibt, weg, und es gelten entgegen seiner Meinung die Crinoiden noch heute für die ältesten aller Echinodermen.

Zustimmen müssen wir Sars, daß er für unsere Art eine besondere Familie der Brisingiden aufstellte — eine Ansicht, die von Ludwig schon 1878 Billigung erfuhr und noch heute gilt —, und daß er ihre Verwandtschaft zu *Asterias* und *Pedicellaster* und zu den Ophiuriden erkannte. Die Verwandtschaft der Asteriden mit den Ophiuriden ist die einzige, die bis heute zwischen den Gruppen des Echinodermenstammes sicher festgestellt ist. Viele Homologien innerhalb dieses Kreises sind jedoch noch sehr unsicher.

## 11. Die Drüsengebilde der Brisinga coronata und einiger anderer Asteriden; die Lumineszenz bei den Brisingiden.

Die Drüsengebilde der *Brisinga coronata* waren deswegen ein dankbares Objekt für die Untersuchung, weil zur Zeit, in der Sars seine Monographie schrieb, diese Gebilde bei den Asteriden überhaupt noch keine Beachtung gefunden hatten, und weil man hoffen konnte, durch in diesem Sinne sich erstreckende Beobachtungen dem Phänomen der Lumineszenz der Asteriden, im besonderen der Brisingiden etwas näherzutreten. Die Literatur über das Leuchten von Schlangensternen wurde in der Einleitung erörtert und ist, wie die über den gleichen Vorgang bei anderen Tieren, hier öfters heranzuziehen. Maßgebend ist, daß ein Leuchten bei Seesternen nur 1856 von Asbjörnsen beobachtet wurde und zwar an *Brisinga endecacnemos*, wie in der Einleitung ausgeführt ist. Ob die anderen *Brisinga*-Arten gleichfalls leuchten, ist nicht bekannt. Sars hat das Leuchten bei unserer Art vielleicht deswegen nicht beobachtet, weil er sie nicht sofort nach der Bergung in dämmerigem Licht unter Anwendung von chemischen oder physikalischen Reizmitteln untersucht hat. Auch Ludwig vermutet nur das Leuchten noch bei *Odinia* und *Freyella*, weiß jedoch, daß darüber, wie über Entstehung und Nutzen des Leuchtens, Näheres nicht bekannt ist. Es kann seiner Meinung nach ein Lockmittel für Nahrungstiere, andererseits ein Abwehrmittel gegen Feinde sein. Da ich physiologische Studien über diese interessante Naturerscheinung an meinem Material leider nicht machen konnte, so kommt nur eine Erörterung der anatomischen Verhältnisse in Betracht.

Es ist vorauszuschicken, daß weniger Angaben über die Drüsengebilde der Asteriden vorliegen, als über die der Ophiuriden, die seit 1907 in der erwähnten systematischen Weise bearbeitet wurden. Drüsenzellen im Körperepithel wurden bis jetzt festgestellt bei *Astropecten aurantiacus* (Teuscher [74]) in der äußersten Füßchenschicht, besonders reichlich an der Wurzel der Füßchen und in der Haut, die die Paxillen überzieht. Zellkerne und Ausführungsgänge fand er nicht. Ferner beobachtete

Hamann (45) solche Zellen im Füßchen von *Astrop. platyacanthus*, in der Saugscheibe von *Solaster papposus* und *Asterias rubens*; auch kennt man sie bei *Echinaster sep.* neben den großen bis in die Cutis reichenden Hautdrüsen. Die Hamannsche Unterscheidung (45) zwischen »Becherdrüsen« und »schlauchförmigen« Drüsenzellen, die an bestimmten Stellen, z. B. in der Saugscheibe der Füßchen vorkommen, ist hier zu erwähnen. Cuénot (34 und 35) bezeichnet die ersten als Schleimdrüsen, die bei Reizung eine reichliche Menge Schleim absondern, die zweiten als maulbeerförmige Drüsen (cellules muriformes) und hält diese für Verteidigungswaffen, deren Sekret zur Abwehr andrer Tiere dienen soll.

Die Drüsengebilde der Verdauungsorgane wurden oben erörtert. Textfig. 23 zeigt sie und andere histologische Verhältnisse der radialen Blinddärme. Bei Längsschnitten durch die Saugfüßchen, sowohl der der Arme als auch der Scheibe, und somit durch die Saugscheibe erhielt ich mit Eisenhämatoxylin (M. Heidenhain) durch günstige Differenzierung das auf Taf. 14, Fig. 21 gegebene Bild, welches zeigt, daß die Saugscheibe Drüsenzellen in großer Menge besitzt. Sie erschienen auf die Mitte beschränkt, was aber in Wirklichkeit nicht der Fall ist, da sie mit Thionin (Becher-sche Methode) auch etwas mehr seitlich deutlich sichtbar waren. Durch die Heidenhain-Färbung trat ihr langer, sehr dünner Ausführungsgang gut hervor. Die Zellen selbst sind verschieden groß: von 0,0324 mm bis 0,0564 mm. Sie beginnen mit einer nach dem Innern des sehr verdickten Saugscheibenepithels gelegenen mehr oder weniger ausgeprägten kolbigen Verdickung, die den Kern birgt. Öfters liegt dieser etwas von den Sekretkörnchen entfernt, von ihnen durch eine seiner Oberfläche entsprechende d. h. um ihn gleichsam konzentrisch liegende Schleimhaut getrennt. Der Schleim erstreckt sich oft noch deutlich über den Kern, der im Mittel eine Größe von 0,0045 mm hat, länglich und von den gewöhnlichen Epithelzellkernen nicht zu unterscheiden ist und den Nucleolus meist gut zeigt, hinaus in das Füßchenepithel (Textfig. 13 und 14). Die mehr oder minder großen kolbigen Verdickungen stehen durch ungefähr 0,024 bis 0,033 mm lange und 0,0008 mm dicke,

Textfig. 13. Zwei Drüsenzellen aus der Saugscheibe von *Brisinga coronata*. Ok. 1, Obj. 1/2. Ölimm. (Vgl. Taf. 14, Fig. 21.)

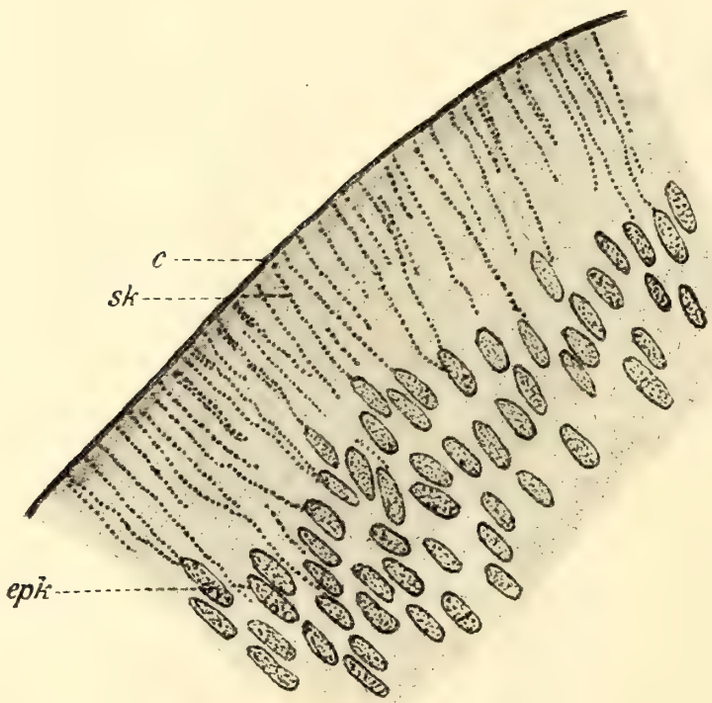
bisweilen gewundene Ausführungsgänge mit der Cuticula in Verbindung, dis mit einem feinen Ausführungsgang durchbrochen wird. Kurz vor dem Austritt markiert ein dickeres Sekretkörnchen die Öffnung der Zelle nach außen. Außen an der Cuticula wurden bei Eisenhämatoxylinfärbung oft schwarze Punkte wahrgenommen, die völlig den Sekretkörnchen glichen, aber durch Zerreißung dorthin gelangt sein können. Der Austritt der Sekretzellen erfolgte durchaus nicht immer an den schon von J. Sterzinger (73) bei *Astropecten aur.* beobachteten Papillen, »die an die Papillen der *Amphiura squamata* erinnern«. Obgleich Hamann (45) bei der Bewegung eines ganz jungen Seesternes beobachtet hat, daß die Zellen der Saugplatte in pseudopodienartige Fortsätze ausgezogen werden können, halte ich diese »Papillen« an den Füßchenspitzen älterer Tiere doch für Produkte der Konservierung oder durch darunterliegenden Schleim bedingt, kann ihnen also keine Bedeutung weiter beimessen.

Textfig. 14. Die linke Drüsenzelle der Fig. 13. Stark vergrößert. Ok. 18, $^1/_{12}$ Ölimm.

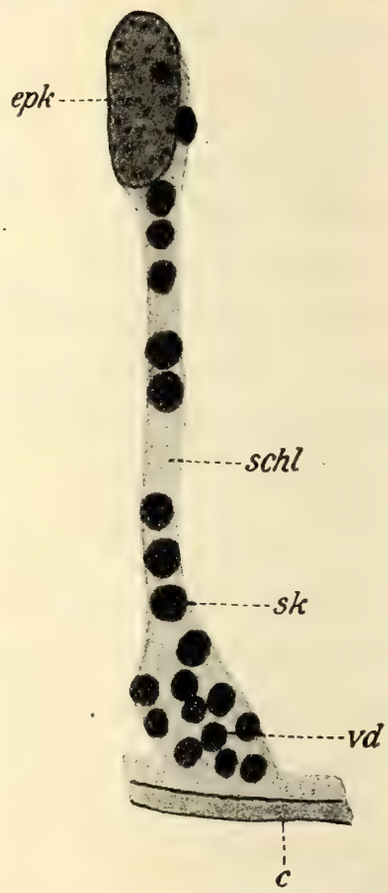
Die lateralen Teile der Füßchen der *Brisinga cor.* hielt ich für frei von Drüsenzellen, bis es mir mit Thionin gelang, auch hier Schleim nachzuweisen, und geeignete Färbung mit Eisenhämatoxylin bestätigte nun das, wenn auch sehr seltene Vorkommen dieser Organe an dieser Stelle. Diese Zellen waren der Höhe des Füßchenepithels und den verschiedenen Kontraktionszuständen der Füßchen entsprechend, verschieden groß. Bei einer Epithelhöhe von 0,032 mm waren zwei Drüsenzellen 0,012 und 0,025 mm lang und 0,004 bzw. 0,0032 mm dick. Ihr zugehöriger Kern war ein 0,004 mm großer Epithelzellkern.

Die Schleimdrüsen in der Saugscheibe von *Brisinga cor.* haben eine ganz andere Form als diejenigen, die ich in der Saugscheibe von *Echinaster sep.* und in der Füßchenspitze von *Astropecten aur.* fand. Die ersteren (Textfig. 15) sind einfache Reihen von viel kleineren Sekretkörnchen, die an den länglichen Kernen beginnen und ziemlich gleichmäßig bis dicht vor die Cuticula verlaufen. Sie entsprechen dem Hamannschen Bild (45, Taf. II, Fig. 10). Ein Durchbrechen der Cuticula konnte ich hier

nicht feststellen, wohl aber bisweilen eine kleine distal d. h. nach außen zu gelegene Anschwellung (Textfig. 16 und 24). Diese distale Anschwellung, die in meinen Präparaten der beiden Vergleichsformen als typisch für die Schleimdrüsenzellen, sowohl für die Drüsenzellen der Füßchenspitze, wie für die der Rückenhaut besonders des *Astropecten aur.* erschien, fehlte völlig bei den Drüsenzellen von *Brisinga cor.* Letztere glichen auffällig den von REICHENSPERGER (68a) geschilderten Leuchtzellen der Schlangensterne, so daß die Vermutung naheliegt, daß sie auch bei *Brisinga* die gleiche Funktion ausüben.



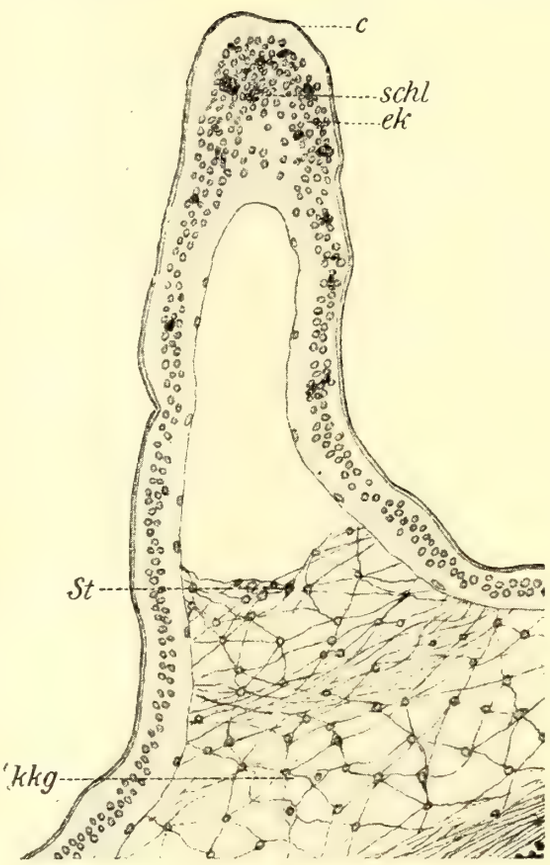

Textfig. 15. Längsschnitt durch die Saugscheibe von *Echinaster sepositus.* Ok. 5, Obj. 7.




Textfig. 16. Isolierte Sekretzelle (sehr stark vergrößert). aus der Saugscheibe von *Echinaster sepositus.*

Diese Meinung wird gestützt durch das Betrachten weiterer Präparate, besonders des Stachelepithels. Es ist zunächst zu unterscheiden zwischen den Scheibenstacheln und den Armstacheln. Die viel kleineren Scheibenstacheln zeigten auf Längsschnitten das auf Textfig. 17—19 dargestellte Verhalten. In dem Epithelüberzug ihrer meist etwas abgerundeten Spitzen fanden sich helle mit einer Plasmafärbung z. B. Orange G leicht zu färbende Stellen, die auf Schleim hindeuteten. In Textfig. 17 bezeichnen die schwarzen Flecke die Stellen, aus denen das körnige Sekret ausgestoßen, und in denen ein homogener Schleim zu sehen war. Oft

zeigten sich auch ganz helle Stellen, deren Rand bei gleicher Färbung etwas dunkler erschien (Textfig. 18), und aus denen das Sekret gleichfalls ausgespritzt war. Ein Kern war in diesen leeren Schleimzellen, die in der Reihe der Epithelzellkerne, meist aber nach dem äußeren Rande des Epithels hin und zwischen anderen noch mit Sekret gefüllten Drüsenzellen lagen (Textfig. 18), selten zu sehen: Ein Verhalten, das sich vielleicht durch ähnliche Vorgänge, wie sie nach REICHENSPERGER (68a) bei dem bei *Amphiura squamata* stattfindenden Kernzerfall sich abspielen, erklären läßt. Die Regel war, daß die deutlich umgrenzten Drüsenzellen an ihrer nach der Innenseite des Epithels zu gelegenen verdickten Seite einen gut sichtbaren Kern bargen, der ganz den übrigen Epithelzellkernen glich, sich aber durch eine feine Schleimschicht, die ihn von den eigentlichen Sekretkörnchen abhob, als dieser Drüsenzelle zugehörig auswies (Textfig. 20). Diese Drüsenzellen traten in großer Menge an der Stachelspitze auf und waren im Verhältnis zu dem 0,02 bis 0,045 mm starken Epithel ansehnlich groß, bis 0,03 mm. Sie von denen der Saugscheibe auf Grund ihrer gedrungenen Form und ihres breiten Ansatzes an der Cuticula zu unterscheiden, liegt kein Grund vor, denn diese Form ist bedingt durch die viel geringere Dicke des Stachelepithels. Ein Durchbrechen der Cuticula fand ich bei diesen Zellen im Gegensatz zu denen in der Saugscheibe nicht und die der Cuticula außen anliegenden Sekretkörnchen waren wohl auch ein Produkt der Zerreißung. Daß oft mehrere Kerne zu einer Zelle zu gehören schienen, zeigt Textfig. 20. Deutlich waren an die Drüsenzellen tretende Nervenfasern zu sehen, die von der Nervenfaserschicht des Epithels kamen.

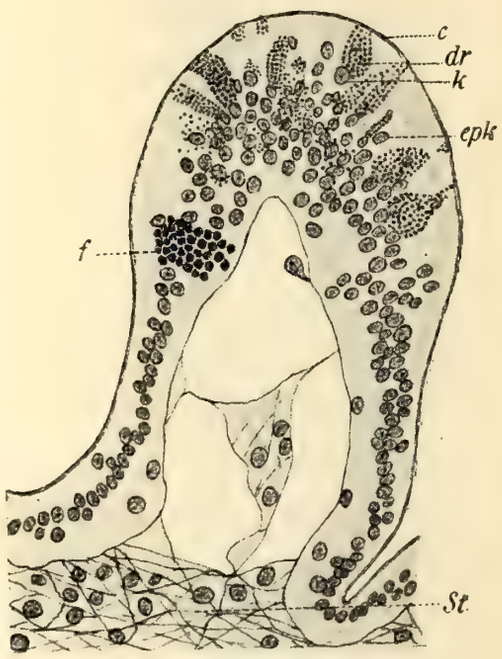



Textfig. 17. Längsschnitt durch einen Scheibenstachel von *Brisinga cor.* Ok. 3, Obj. 4.

Erwähnen muß ich noch Anhäufungen von acht- bis zehnmal größeren (ca. 0,0024 mm) Körnchen, die im gleichen Schnitt neben den Sekretkörnchen der Drüsenzellen lagen und die mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz und äußerst deutlich hervortraten (Textfig. 19 links). Eine

Erklärung für diese selten auftretenden Gebilde fand ich nicht, halte sie aber, da sie auf die Beschreibung ähnlicher Gebilde von Reichensperger (68a) p. 331—32 und Cuénot (35) auffällig paßt, und die Zeichnung von Reichensperger (68a, Taf. 11 Fig. 8) mich von der Ähnlichkeit dieser Gebilde überzeugt, für die »corpuscules fusiformes« Cuénots. Den Satz von Reichensperger (68a), ob diese »Ansammlungen als Einzelzellen anzusprechen oder ob sie bestimmten Zellgruppen zugehörig sind«, konnte auch ich nicht entscheiden. Diese groben Körner lagen zwischen den Zellen, oft selbst zellenartig dicht angehäuft, und färbten sich, wie erwähnt,

Textfig. 18. Längsschnitt durch die Spitze eines Scheibenstachels von *Brisinga coronata*. Ok. 1, $^1/_{12}$ Ölimm.

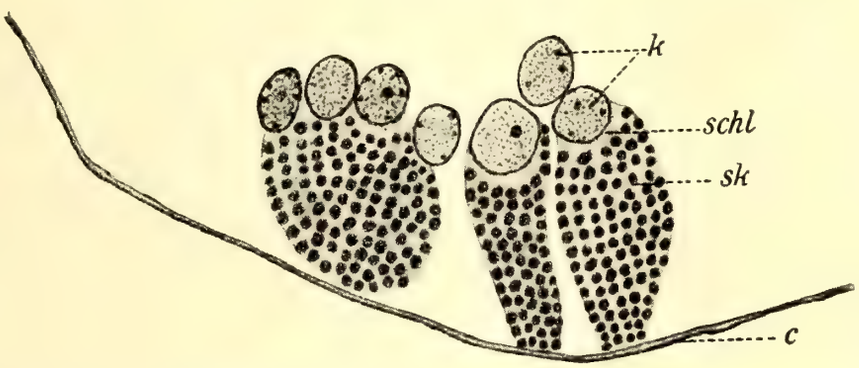



Textfig. 19. Längsschnitt durch einen Scheibenstachel von *Brisinga coronata*. Zahlreiche Drüsenzellen und »corpuscules fusiformes«. Ok. 1, $^1/_{12}$ Ölimm.

mit Hämatoxylin noch intensiver, als das kleinkörnige homogene Sekret der in der Nähe befindlichen Drüsenzellen.

Daß diesen Drüsenzellen eine besondere Funktion zukommt, beweisen am besten Schnitte durch die Armstacheln von *Brisinga coronata*. Es ist dabei völlig gleich, ob man Rand- (Sars, Taf. I, Fig. 14 [1]) oder Furchenstacheln (Sars, Taf. I, Fig. 14 [2—4]) oder auch Kalkquerrippen zur Untersuchung nimmt. Das Bild, das man erhält, ist immer dasselbe (Taf. 14, Fig. 22): ein mit Sekretkörnchen vollgepfropftes Epithel der betreffenden Skelettanhänge. Hier war ein genaues Bild einer einzelnen Schleimzelle nicht zu bekommen, da durch die Dünne des Epithels (0,01 bis 0,022 mm) die Sekretkörnchen sich nur nach der Seite ausbreiten konn-

ten und dadurch die einzelnen Drüsenzellen oft so dicht aneinander stießen, daß sie ineinander übergingen. Waren einzelne solche Zellen zu sehen, so stimmten sie mit den weiter unten zu besprechenden Drüsenzellen des Hautüberzuges der Armrücken- und der Mundhaut überein. Das Bild eines Längsschnittes durch einen solchen Stachel gleicht bis auf die durch das dünne Epithel bedingte etwas andere Form der Zellen so sehr den entsprechenden Schnitten durch die leuchtenden Lateralstacheln von *Amphiura filiformis*, die REICHENSPERGER (68a) abbildet, daß ich die Stellen, die bei *Brisinga* leuchten, durch diese »besonderen drüsenartigen Zellen und Zellkomplexe« gekennzeichnet halte und ihnen den Sitz der Lumineszenz zuspreche. Mit Thionin färbten sich diese Stellen sehr schön. Hinzuzufügen ist, daß Drüsenzellen auch an den ventralen Scheibenanhängen z. B. auf den Mundstacheln vorkommen. Sie sind dort etwas größer und zeigen mehr Sekretkörnchen als die der

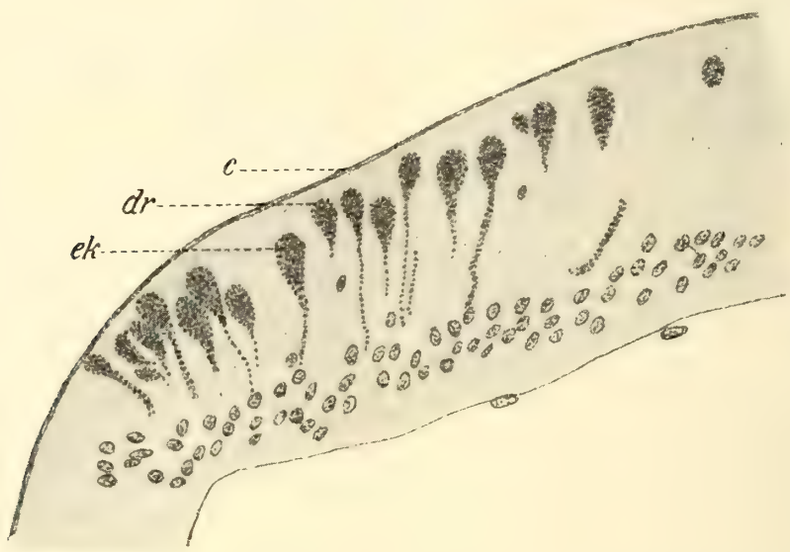



Textfig. 20. Zwei Drüsenzellen aus dem Epithel einer Scheibenstachelspitze von *Brisinga coronata*. Ok. 5, $^1/_{12}$ Ölimm.

Scheibenstacheln. Das Epithel der Armstacheln war oft so prall mit Sekretkörnchen gefüllt, daß die Cuticula nach außen gewölbt erschien. Auf den Kalkquerrippen zeigte sich dasselbe Bild, so daß die Zahl der dort zu findenden Sekretzellen in gar keinem Verhältnis zu derjenigen der auf dem gewöhnlichen dorsalen Integument vorkommenden Drüsenzellen steht. Meine Vermutung, daß diese Drüsengebilde eine andere Funktion ausüben könnten, als die bei anderen Seesternen an gleicher Stelle, wird wiederum durch den anatomischen Befund gestützt.

Textfig. 21 zeigt ein Stachelepithel und zwar den seitlichen Teil eines Paxillus von *Astrop. aurantiacus*. An den diesen Dornen ungefähr an Größe gleichkommenden Scheibenstacheln von *Brisinga* fanden sich in den lateralen Teilen dagegen sehr wenig Drüsenzellen. Sie sind hier an der Stachelspitze gehäuft und nur wenige an deren Basis an der Stelle, wo das Stachelepithel in das Epithel der Scheibenrückenhaut übergeht, vorhanden. Die bei *Astropecten aur.* dort auftretenden Drüsenzellen

waren sehr gut nachweisbar, da das Epithel an dieser Stelle wesentlich dicker ist, als auf der übrigen Rückenhaut (Textfig. 23). Ihre Zahl war ort geringer als die an den betreffenden Stellen von *Brisinga cor.*, und es trat die typische Form der Schleimdrüsenzellen, wie ich sie eben bei den beiden erwähnten Vergleichsformen immer als bei weitem überwiegend fand, auffällig hervor: vom Kern, der in der Höhe der anderen Epithelkerne liegt, aus ein langer Gang mit einer kolbigen vorderen Anschwellung. Einen Ausführungsgang und ein Durchbrechen der Cuticula konnte ich hier nicht feststellen, wie dies auch J. Sterzinger (73) und Teuscher (74) nicht bestimmt bei dieser Art beobachtet haben. Die vordere Anschwellung trat allerdings oft ganz an die Cuticula heran, so daß nur die schnelle Konservierung einenVerschluß dieser Zellgebilde



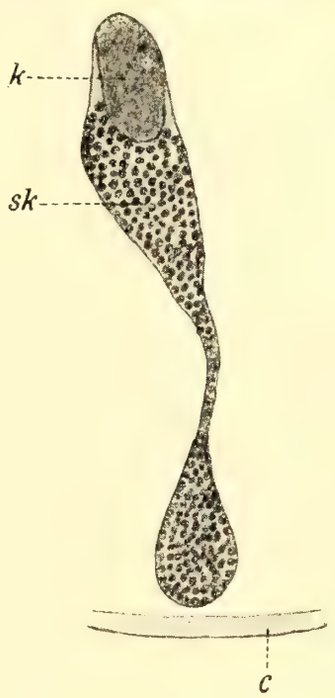

Textfig. 21. Drüsenzellen aus dem seitlichen Teil des Epithels eines Paxillus-Dornen von *Astropecten aurantiacus*. Ok. 0, Obj. $^1/_{12}$ Ölimm.

bewirkt haben wird. Meiner Meinung nach geht die Schleimausstoßung bei *Brisinga* viel explosiver und rascher vor sich als bei diesen Arten, ein Schluß, den man aus der großen Anzahl entleerter Zellen ziehen kann. Daß auch andere Zellformen unter diesen Drüsenzellen bei *Astrop. aur.* vorkommen, zeigt Textfig. 22. Es findet sich hier um den Kern, also in die Tiefe des Epithels verlagert, nochmals eine Verdickung. In dem viel schmäleren Epithel der übrigen Armhaut (Textfig. 23) waren diese Drüsenzellen entsprechend umgeformt, d. h. klein, rund und kurz birnenförmig, aber gleichfalls in geringerer Anzahl als auf den Skelettanhängen vorhanden, wie dies bei *Brisinga coronata* auch der Fall ist.

In der Armrückenhaut von *Echinaster sep.* (Textfig. 24) finden sich außer den großen Hautdrüsen Drüsenzellen von der gleichen bei *Astrop. aur.* geschilderten Form. Selten war von der kolbigen Verdickung ein zur

Cuticula verlaufender dünner Ausführungsgang zu sehen. Die Kerne dieser Drüsenzellen lagen entweder in Höhe oder auch etwas hinter den übrigen Epithelkernen, im letzteren Falle am Grunde der Epithelschicht dicht an der Bindegewebeschicht der Epidermis.

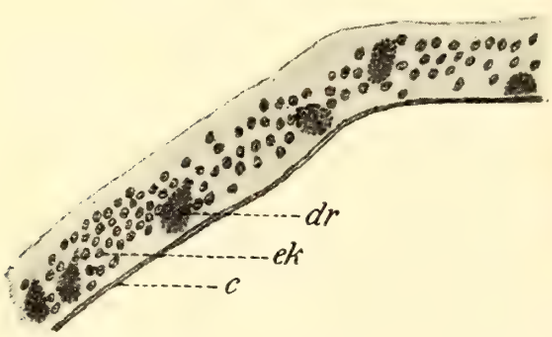
Die Betrachtung eines entsprechenden Armquerschnittes von *Brisinga coronata* lehrt uns etwas andere Verhältnisse kennen. Fig. 25 zeigt einen solchen distalwärts gelegenen Schnitt. Wir sehen dort in dem sehr dünnen Körperepithel (0,006 bis 0,009 mm), das der Cutis und dem Leibeshöhlenepithel aufliegt, sechs kleine Häufchen von Sekretkörnchen, die wiederum Drüsenzellen bedeuten. Die drei genannten Schichten überspannen die Armleibeshöhle, in welcher man das Grundgewebe der Armwirbel rechts und links liegen sieht. Da die Häufchen dicht mit Körnchen vollgepfropft sind, so ist auch hier wieder die dünne Cuticula etwas nach außen gewölbt. Diese Anhäufungen finden sich deswegen auf distalen Schnitten häufiger, weil dort die Kalkquerrippen, die ja an proximalen Teilen fast ausschließlich die Träger dieser Drüsenzellen sind, rückgebildet sind oder ganz fehlen; die Zahl solcher Gebilde, die ich auf einem Armquerschnitt fand, ist wechselnd.



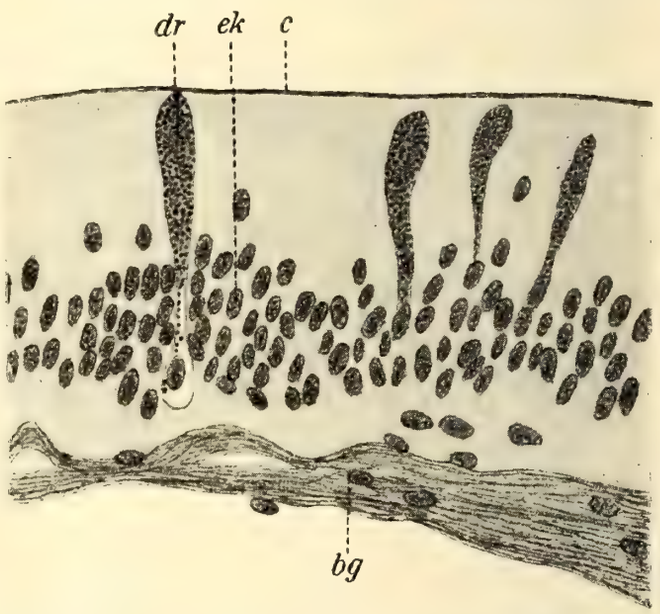

Textfig. 22. Drüsenzelle aus Fig. 21 isoliert. Ok. 18, Obj. $^1/_{12}$ Ölimm.

Die Drüsenzellen selbst, die übrigens ganz die gleichen waren wie die wenigen, die ich auf der Scheibenrückenhaut von *Brisinga*, und da wieder häufiger an der Basis der Scheibenstacheln feststellen konnte, zeigen mit diesen folgende Verhältnisse (Textfig. 26): Sie sind je nach der Dicke des Epithels verschieden groß und füllen dieses meist völlig aus. Von der Nervenschicht des Epithels gehen deutlich Fasern an sie heran. Ihr Kern, den ich oft wegen der zu großen Anzahl Sekretkörnchen und der Hämatoxylinfärbung nicht sehen konnte, da manches Sekret erst in Bildung begriffen schien, und ein bestimmter Kern solchen Sekrethäufchen nicht zugesprochen werden konnte, zeigt einen deutlichen Nucleolus und ist ein gewöhnlicher Epithelzellkern (Stützzellkern nach Hamann), was sich dadurch kundgibt, daß er heller und runder war als die gleichfalls im Epithel und oft dicht neben ihm liegenden länglichen, schwarz gebliebenen Epithelsinneszellkerne. Dieser Unterschied zwischen den Kernen tritt uns im Nervenband noch einmal durch die Hämatoxylinfärbung sehr deutlich entgegen. Die Sekretkörnchen selbst sind rund und

oft mit einem hellen Hof von Schleim umgeben und dadurch dann, trotz der gedrängten Fülle, gegeneinander von einer Schleimschicht abgegrenzt; oft sind sie auch im Innern hell. Zu erwähnen ist noch, daß viele helle Stellen im Epithel zu finden sind, die auf ausgestoßenes Sekret hindeuten. Die eben beschriebenen Drüsenzellen finden sich trotz des äußerst dünnen Epithels auch in der Mundhaut (Textfig. 27). Sie kommen also überall im Körperepithel, besonders ausgeprägt im Epithelüberzug von Stacheln, Kalkrippen und Kalkkörperchen und, was uns nicht wundernehmen wird, auch in der Zellschicht des Radialnerven, die ja ein umgebildeter Teil des allgemeinen Körperepithels ist, vor, und zwar sehr häufig und in ausgezeichneter Deutlichkeit. In jedem Nervenquerschnitt fand ich zwei bis fünf solcher entleerter und gefüllter Drüsenzellen. Einen mit Eisenhämatoxylin gefärbten Längsschnitt durch diesen Ambulacralnerven stellt Text-




Textfig. 23. Drüsenzellen aus dem Epithel der Armrückenhaut von *Astropecten aurantiacus*. Ok. 0, Obj. $^1/_{12}$ Ölimm.




Textfig. 24. Drüsenzellen aus dem Epithel der Armrückenhaut von *Echinaster sepositus*. Ok. 0, Obj. $^1/_{12}$ Ölimm.

fig. 28 dar. Wir erkennen von außen nach innen: die Cuticula; die Zellschicht, die unsere Drüsenzellen besitzt, sehr schön die von Hamann unterschiedenen zwei Kernformen (schwarze und längliche Sinneszellkerne, in diesem Falle häufiger als die größeren rundlichen Epithelstützzellkerne) und verschiedene schwarze Stützfasern zeigt; die Faserschicht mit Kernen, die den als Ganglienzellen gedeuteten Zellelementen zukommen; die Bindegewebslage und endlich das Epithel des radialen Pseudohämalkanals.

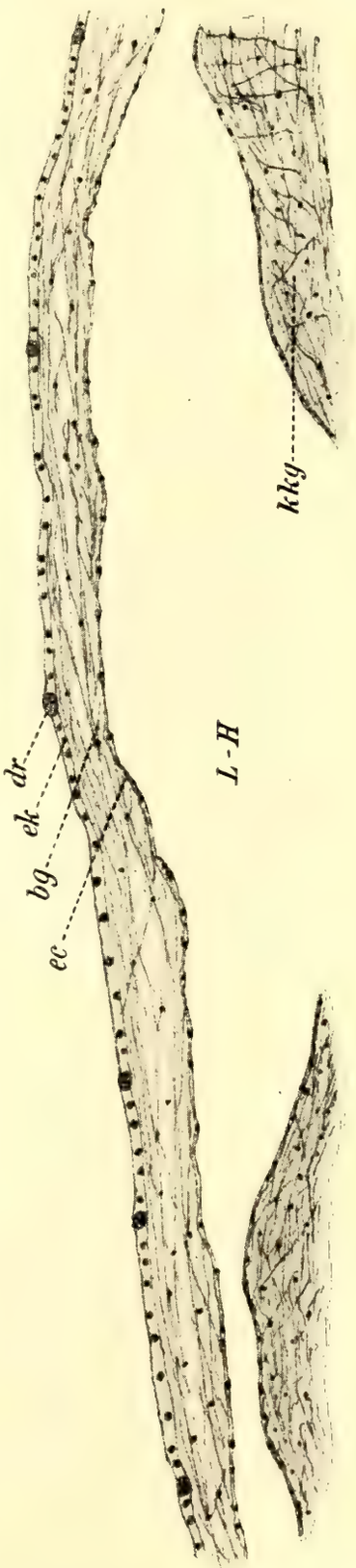
Diese Drüsenzellen selbst zeigen ähnliche Form wie die in Textfig. 20 abgebildeten im Scheibenstachel vorkommenden. Auch sie saßen mit breiter Basis der Cuticula auf und bargen am Grunde einen deutlich als

Stützzellkern anzusprechenden 0,0043 mm großen Kern mit gutem Nucleolus und Chromatin. Durchschnittlich waren diese Zellen 0,0136 mm lang; die Dicke betrug 0,0076 bis 0,016 mm. Ihr Inhalt war meist homogen und ein Unterschied in der Beschaffenheit der Sekretkörnchen wie in den eben erwähnten Drüsenzellen seltener zu beobachten. Ein Durchbrechen der Cuticula konnte ich hier nicht feststellen.

An der Umbiegungsstelle des Radialnerven ins Füßchenepithel liegen gleichfalls solche Drüsenzellen, während sie, wie erwähnt, in den lateralen Füßchenteilen selbst viel weniger zahlreich sind.

In dem Epithel, das die Pedicellarien überzog, fand ich, wenn auch selten, ebenfalls solche Drüsenzellen, die denen der anderen Skelettanhänge entsprachen.

Erwähnt muß werden, daß Drüsenzellen, wie sie im Armrückenepithel vorkommen (Textfig. 25), auch im Peritonealepithel, z. B. in dem, welches das Cölom der Scheibe auskleidet, als auch in dem, welches die Ampullen überzieht, vorhanden sind. Sie sind dann so lang wie die Höhe des Epithels, also etwa 0,008 mm, aber infolge dieses dünnen Epithels bis 0,024 mm breit. Auch in dem Peritonealepithel waren Körnchen vorhanden, die wohl als Kernzerfallsprodukte anzusprechen sind.

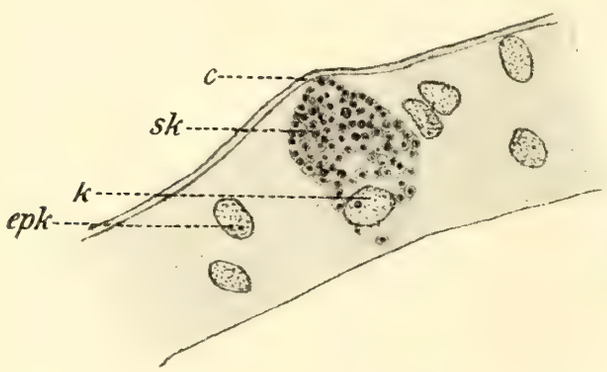



Textfig. 25. Distaler Armquerschnitt von *Brisinga coronata*, um die Drüsenzellen im Epithel der Armrückenhaut zu zeigen. Ok. 0, Obj. 4.

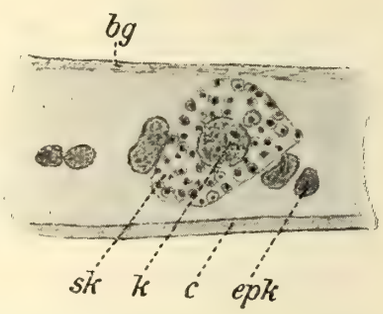
Bei *Astropecten aur.* und *Echinaster sep.* fanden sich auf den lateralen Füßchenteilen gleichfalls wenig Drüsenzellen, während sie auf den benachbarten Stacheln sehr häufig waren. Sie hatten die schlankere Form derjenigen in der Saugscheibe. Im Gegensatz zu *Brisinga coronata* fehlten auf meinen Schnitten durch diese beiden Formen die Drüsenzellen im Radialnerven, der die zwei verschiedenen Kernarten auch sehr gut zeigte, gänzlich. Beide

Vergleichsformen besitzen die Drüsenzellen im allgemeinen mehr im dorsalen Teile des Integuments.

Über die Funktion dieser Drüsengebilde, die sich mit Leichtigkeit an sämtlichen Brisingiden, besonders an *Odinia* und *Freyella* werden nachweisen lassen, ist nur auf Grund des anatomischen Befundes schwer etwas auszusagen. Ist das von ihnen abgesonderte Sekret leuchtend oder einfach schleimig, wie wir es bei vielen anderen Seesternen, z. B. *Echinaster sep.* schon kennen? Man weiß, daß die schon erwähnten beiden Arten von Drüsenzellen bei ein und derselben Art vorkommen können und Trojan (77) hat bei Schlangensternen festgestellt, »daß die Histologie leuchtender und nichtleuchtender Stellen ein und desselben Tieres dieselbe ist«, daß die Unterscheidung — und hier stimmen ihm Mangold (54) und Reichensperger (68a) völlig bei — von leuchtendem und nicht-



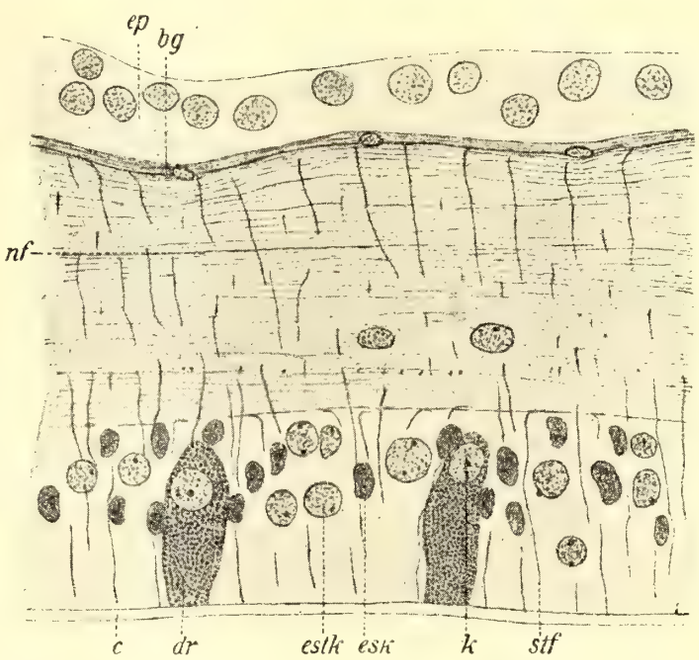

Textfig. 26. Drüsenzelle aus dem proximalen Armrückenhautepithel von *Brisinga coronata*. Ok. 5, Obj. $^1/_{12}$ Ölimm.




Textfig. 27. Drüsenzelle aus dem Epithel der Mundhaut von *Brisinga coronata*. Ok. 5, Obj. $^1/_{12}$ Ölimm.

leuchtendem Schleim, die J. Sterzinger (73) annimmt, nicht möglich ist, und daß wir es bei Ophiuriden kaum mit sekretorischer Lumineszenz zu tun haben. Auch Mangold (53) und Skolow (72) konnten eine spezielle Leuchtsubstanz als Sekret nicht nachweisen und Reichensperger (68a) sagt: »Nach außen entleert werden wahrscheinlich nur Reste verbrauchten Sekretes.« Festzustellen ist ferner, daß alle vier genannten Forscher im Gegensatz zu J. Sterzinger (73) nachweisen konnten, daß das Leuchten intracellulär bezüglich intraglandulär vor sich geht und der leuchtende Schleim nicht aus gewöhnlichen Epithelzellen, sondern aus Schleimzellen sezerniert wird. Der Auffassung, daß es sich bei *Brisinga* gleichfalls um intracelluläres Leuchten handelt, — was ich nach den Beziehungen zwischen Asteriden und Ophiuriden und nach Kenntnis der auf diesen Vorgang in letzterer Gruppe bezüglichen Arbeiten für das Richtigere halte, — stehen die vielen entleerten Drüsenzellen entgegen. Ferner widersprechen

ihr die prall bis zur Öffnung mit Sekretkörnchen angefüllten Ausführungsgänge der Drüsenzellen der Füßchen, und der Nachweis von Sekretkörnchen außerhalb der Zellen, so daß also die Möglichkeit einer extracellulären Lumineszenz, wie sie bei *Pholas dactylus* stattfindet, vielleicht neben der intracellulären offen bleibt, wenn nicht dieses nach außen abgegebene Sekret nach Reichensperger (68a) »wahrscheinlich ein Rest von verbrauchtem« ist. Für die intracelluläre Lumineszenz, d. h. dafür, daß das Leuchten wie Oxydationen und Fermentreaktionen ein Vorgang ist, der sich innerhalb der Zelle abspielt, spricht andererseits, daß ich keine Ausführungsgänge an Drüsenzellen in den Stacheln, Kalkrippen usw. finden konnte, diese also kaum in Aktion zu treten scheinen. Trojan (77) und Reichensperger (68a) stimmen ferner im Gegensatz zu J. Sterzinger (73) darin überein, daß »drüsenartige Zellen auch bei *Amphiura squamata* vorliegen, die sich aber nicht mit voller Sicherheit mit dem Leuchten in Verbindung bringen lassen, da sie hin und wieder auch an nichtleuchtenden Stellen zur Beobachtung kamen«. Skolow (72) spricht neben den Reichensperger'schen »Leuchtzellen« noch »faserige Stränge« als Sitz des Leuchtens an.




Textfig. 28. Vertikaler Längsschnitt durch den Ambulacralnerv von *Brisinga coronata* mit Drüsenzellen. Ok. 1, Obj. $^1/_{12}$ Ölimm.

Übereinstimmend haben alle vier letztgenannten Forscher festgestellt, daß die Füßchen der von ihnen untersuchten Schlangensterne im Gegensatz zu J. Sterzinger, der dies bei *Amphiura squamata* gesehen haben wollte, nicht leuchten, sondern daß im allgemeinen bei diesen Tieren leuchten (Mangold 53): Ventralplatten, Lateralplatten und sämtliche Stacheln. Wenn wir diese Ergebnisse mit dem anatomischen Befund bei *Brisinga coronata* in Einklang bringen wollen, so können wir annehmen, daß bei *Brisinga coronata*, und somit bei allen Brisingiden und leuchtenden Tiefseeseesternen, sicher sämtliche Stacheln (Scheiben-, Rand- und Furchenstacheln) und die Kalkquerrippen der Arme leuchten. Die Ventral- und Lateralplatten können zum Vergleich nicht herangezogen werden,

da erstere nicht einmal bei allen Ophiuriden vorhanden sind, und nur die letzteren mit Sicherheit den Adambulacralplatten der Seesterne entsprechen. Daß aber diese bei *Brisinga* leuchten sollen, dafür spricht nichts, wenigstens keine anatomische Besonderheit. Es leuchtet meiner Meinung nach, wenn auch weniger intensiv, ferner die ganze ventrale und dorsale Oberfläche des Tieres, wie es schon Asbjörnsen (1856) bei *Brisinga endecacnemos* beobachtet hat, und wie aus der reichen Verteilung der Drüsenzellen geschlossen werden kann. Diese Behauptung wird hauptsächlich gestützt durch den oben hervorgehobenen morphologischen Unterschied zwischen den bei *Brisinga* vorhandenen »Leuchtdrüsenzellen« und den Schleimdrüsenzellen des Vergleichsmaterials. Das physiologische Experiment wird diese Behauptung bestätigen oder berichtigen müssen, denn nur die Verbindung der Physiologie mit der Histologie kann uns Aufschluß über das wunderbare Phänomen der tierischen Lumineszenz bringen.

Daß den Stacheln und Kalkrippen eine besonders starke Leuchtkraft zukommt, ist sicher, wie leicht aus den oben geschilderten Verhältnissen hervorgeht. Auch den Füßchen möchte ich das Leuchtvermögen zuschreiben, da die dortigen Drüsenzellen ganz den Reichenspergerschen »Leuchtzellen« (68a) und nicht den bis jetzt bei anderen Seesternen an derselben Stelle gefundenen Drüsenzellen gleichen. Verhältnismäßig wenig Licht dürften die distalen Armteile produzieren, da dort die Skelettanhänge rückgebildet sind, und die Drüsenzellen kleiner werden, ferner die Tastfüßchen und der Fühler. Die Terminalplatte wird heller als der Fühler erscheinen. Die relative Dunkelheit der Scheibe und der Armrückenhaut wird durch den Glanz der Skelettanhänge (die winzig kleinen Pedicellarien ausgenommen) verdeckt werden, so daß also die Asbjörnsensche Bezeichnung unseres Tieres als »véritablement un exemplaire de luxe, une gloria maris« ihre natürliche Begründung gefunden hat.

Aus diesen letzten Erörterungen läßt sich kurz folgendes Wesentliche herausziehen: Die gefundenen Drüsenzellen treten zahlreich in dem Epithel der Saugscheibe der Stacheln und der Kalkrippen, weniger reichlich im dorsalen und ventralen Integument, an letzterer Stelle jedoch im Gegensatz zu den beiden Vergleichsformen *Astropecten aur.* und *Echinaster sep.* und somit wohl im Gegensatz zu den meisten anderen (wenigstens nicht leuchtenden?) Seesternarten sogar im Radialnerven und zwar hier wiederum zahlreicher auf. Auf Grund des anatomischen Befundes dieser Zellen, ihres an manchen Stellen gehäuften Vorkommens, ihrer Lage und des Vergleichens mit entsprechenden Gebilden der erwähnten Seesternarten und der Kenntnis ähnlicher Organe bei Ophiuriden ähneln sie ganz und gar den Leuchtzellen bei Schlangensternen und sind daher als Träger der Lu-

mineszenz bei Seesternen aufzufassen. Diese Leuchtzellen von *Brisinga coronata* besitzen einen großen, oft verdickten Zellkörper mit deutlichem Kern und körniges und schleimiges Sekret. Da sich ähnliche Gebilde auch an Stellen des Körpers finden, die vermutlich nicht leuchten, wie in dem Peritonealepithel, so muß das physiologische Experiment klärend wirken. Insbesondere dürften bei *Brisinga coronata* sicher sämtliche Stacheln und Kalkquerrippen, die Füßchen und das radiale Nervenband leuchten.

Der Auffassung, daß es sich bei den geschilderten Drüsengebilden, die übrigens Meurer (56) nicht beobachtet zu haben scheint, um Pigmentzellen handelt, widerspricht erstens, daß das Pigment bei *Brisinga* in Gestalt äußerst feiner Körperchen, die wie feiner Staub (also eckig) und nicht wie runde Sekretkörnchen aussahen, in fast allen Epithelzellen verstreut lag. Besonders an den dorsalen, distalen Armabschnitten und in den basalen Teilen der Stacheln und in dem Epithel der Kalkrippen trat es auf. Besondere Pigmentzellen, ebenso Pigment in den Zellen, wie die beschriebenen, habe ich nicht gefunden. Ebenfalls widerspricht jener Auffassung, daß diese Pigmentkörperchen sich ganz anders färbten, z. B. mit Eisenhämatoxylin heller blieben, während in gleichen Schnitten die Sekretkörnchen tiefschwarz aussahen.

Der Reichenspergersche Satz (68a), »daß wir eine den Pigmentzellen verwandte Zellart vor uns hätten, wäre allerdings nicht unmöglich, schlösse auch eine Leuchtfähigkeit in keiner Weise aus«, besteht auch für die bei *Brisinga coronata* festgestellten Leuchtzellen völlig zu Recht.

Die Farbe des lebenden Tieres ist ein wenig ungleich. Die dorsale Seite ist mehr oder weniger tiefrot, die Unterseite bleich, oft ganz weiß, was auch damit übereinstimmt, daß ich ventral, besonders im Radialnerven, keine Pigmentkörperchen feststellen konnte. Auf der Rückenseite der Scheibe ist die Farbe weniger rein als auf den Armen und geht häufig in ein gelbliches Braun über. Diese Angaben rühren von Sars her (p. 6) und sind insofern zu beachten, als es die einzigen sind, die wir hierüber von unserem seltenen Tier haben.

## Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die »real blood globules« von Sars sind Wanderzellen = »Amöbocyten« im Wassergefäßsystem und in der Leibeshöhle.

Die Ventile am radialen Wassergefäßkanal von *Brisinga coronata* besitzen eine ausgeprägte Ringmuskulatur. Ihre Funktion ist eingehend erörtert.

Über Anordnung und Lage der Tiedemannschen Körperchen ist Näheres ausgeführt. Ihre Verbindung mit dem Ringkanal des Wassergefäßsystems wurde festgestellt.

Ob die zahlreichen Hohlräume des Scheibenskelettringes die Funktion der fehlenden Polischen Blasen übernehmen, oder ob sie nur als Wasserreservoir dienen, konnte nicht entschieden werden.

Die Füßchen von *Brisinga coronata* sind genau wie die der anderen Seesterne gebaut, besitzen also keine Ringmuskelschicht, wie Sars behauptet.

Der radiale Nerv zeigt deutlich zweierlei Zellelemente: Epithelzell- (= Stützzell-) Kerne und Sinneszellkerne. Es finden sich in ihm Drüsenzellen, zu denen ein deutlich als Epithelzellkern anzusprechender Kern gehört.

Der Terminalfühler zeigt keine besondere äußere Hervorragung, die dem Augenpolster augentragender Seesterne entspricht. Dafür ist sein nervöses Epithel an seiner Basis stark nach innen verdickt und umgreift ihn dort ganz. Er besitzt entgegen der Meinung von Sars, wie jedes Füßchen, eine deutliche Längsmuskelschicht.

Die gefundenen Drüsenzellen von *Brisinga coronata* stehen höchstwahrscheinlich in engster Beziehung zum Leuchten des Tieres. Sie entsprechen denen von gleicher Funktion bei Schlangensternen. Bei den Seesternen scheint wie bei den Schlangensternen intracelluläre Lumineszenz zu herrschen. Neben diesen Leuchtzellen kommen gewöhnliche, nichtleuchtende Schleimzellen vor.

Die Schleimdrüsenzellen von *Echinaster sepositus* und *Astropecten aurantiacus* wurden näher beschrieben.

Die gekreuzten und gestielten Pedicellarien von *Brisinga coronata* besitzen nur ein Paar Muskeln.

Eigentliche Pigmentzellen fehlen.

# Literaturverzeichnis.

Die mit * versehenen Angaben finden sich in Ludwigs (24) Literaturnachweis über *Brisinga coronata*, auf den seiner erschöpfenden Vollständigkeit wegen hier besonders hingewiesen sei.


1. 1856. Sars, M., J. Koren et D. C. Danielsen, Fauna littoralis Norvegiae. 2. Livr. Bergen 1856. Fol. enthält: 3., Asbjörnsen, P. Chr., *Brisinga endecacnemos*.
2. 1856. Sars, M., Forhandlinger ved de Skandinaviske Naturforskeres syvende Møde i Christiania p. 209.
3. 1859. Bronn, H. G., Die Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 2. Bd. Leipzig. und Heidelberg 1859.
4. 1866. Häckel, E., Generelle Morphologie der Organismen. 2. Bd. Berlin 1866. p. 66.
5. Sars, G. O., Nye Echinodermer fra den norske Kyst in: Vid. Selsk. Forhandl. Christiania f. 1871.
6. 1872. Thomson, Wywille, The Depths of the Sea. An account of the general results of the dredging cruises of H. W. SS. »Lightning« and »Porcupine« during the summers of 1868—1869—1870. London 1868—70. 2. Edition ibidem 1874.
7. 1875. *Sars, G. O., On some remarkable form of animal life from the great deep of the Norvegian coast: II. Researches on the Structure and Affinity of the Genus *Brisinga*, based on the study of a New Species: *Brisinga coronata*. Christiania 1875. 4° with 7 pl.
8. 1878. *Ludwig, Hubert, Zur Kenntnis der Gattung *Brisinga* in: Zeit. wiss. Z. 31. Bd. p. 216—235. Taf. 15.
9. 1878. Viguier, C., Anatomie comparée du squelette des Stelérides in: Arch. Z. expér. Tome 7. p. 33—250. pl. 5—16.
10. 1880. Verrill, A. E., Notice of Recent Additions to the Marine Fauna of the Eastern Coast of North America in: Amer. Journ. Sc. (3). Vol. 19. 1880. p. 137—140.
11. 1882. *Perrier, Edm., Note sur les *Brisinga* in: C. R. Acad. Sc. Paris. Tome 95. p. 61—63.
12. 1883. Loriol, P. de, Catalogue raisonné de Échinodermes recueillis par M. V. de Robillard à l'île Maurice. 1 et 2. 4°. Genève 1883.
13. 1884. Verrill, E. E., Notice of the remarkable Marine Fauna occupying the outer banks of the Southern Coast of New England in: Amer. Journ. Sc. (3). Vol. 28. 1884. p. 213—220. 378—384.
14. 1884. Studer, Th., Verzeichnis der während der Reise S. M. S. »Gazelle« um die Erde 1874—1876 gesammelten Asteriden und Euryaliden. Abh. Akad. Wiss. Berlin 1884. 64 pp. mit 5 Taf.
15. 1885 Verrill, A. E., Notice of the remarkable Marine Fauna occupying the outer banks of the southern Coast of New England in: Amer. Journ. Sc. (3). Vol. 29 1885. p. 149—157.
16. 1885. Perrier, Edm., Sur les Brisingidae de la Mission du Talisman in: C. R. Acad. Sc. Paris. Tome 101. p. 441—444.

17. 1891. Alcock, A. & H. Woodmason, Natural History Notes from H. M. Indian Marine Survey Steamer »Investigator« in: Ann. Mag. Nat. Hist. (6). Vol. 7 (Echinoderma p. 12—15 and p. 427—443).
18. 1893. Alcock, A., Account of the Collection of Deep-Sea Asteroidea (Natural History Notes from H. M. Indian Marine Survey Steamer »Investigation«), ibid. Vol. 11. p. 73—121.
19. 1894. Perrier, Edm., Les Échinodermes des expéditions scientifiques du Travailleur et du Talisman pendant les années 1880—1883. 1. Partie descriptive, Stélerides. Paris 1894. 431 pp. 26 Taf.
20. 1894. Sladen, W. Percy, Report on the Asteroidea collected by H. M. S. »Challenger« during the years 1873—1876 in: Challenger Rep. 7. Vol. 30. London. (Synopsis of the Species included in the Genus *Brisinga*.)
21. 1894. Verrill, A. E., Description of new species of Starfishes and Ophiurans with a revision of certain species formerly described in: Proc. U. S. Nation. Mus. Vol. 17. p. 280—297.
22. 1895. *Marenzeller, E. v., Echinodermen gesammelt 1893, 1894 in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 62. Bd. p. 123—148.
23. 1896. *Koehler, R., Rev. Biol. Nord France. 1895.
24. 1897. Ludwig, Hubert, Seesterne des Mittelmeeres in: Fauna Flora Golf Neapel. 24. Monogr. 1897. p. 418—438.
25. 1899. — in Bronns »Klassen und Ordnungen des Tierreichs«. 2. Bd. 3. Abt. Echinodermata. 2. Buch: Die Seesterne. Leipzig 1899.
26. 1905. — Bonn 1905. in: Mem. Mus. of Compar. Z. Vol. 32.
27. 1905. Fisher, Walter K., 1. New Starfishes from deep water of Kalifornia and Alaska in: Bull. Bur. Fish., Washington. Vol. 24. p. 291—320.
28. 1906. — The Starfishes of the Hawaian Islands: ibid. Vol. 23. p. 987—1130.
29. 1907. Lloyd, R. E., Contributions to the Fauna of the Arabian Sea in: Rec. Ind. Mus. 1907. Vol. 1. p. 1—12.
30. 1909. Koehler, R., An Account of the Deep-Sea Asterioidea collected by the Royal Indian Marine Survey ship »Investigator« (Astéries recueillis par l'Investigator dans l'Océan Indien. 1. Les Astéries de Mer profonde). Calcutta 1909. 143. p. 14.
31. Barthels, P., Die großen Hautdrüsen der *Echinaster*-Arten in: Z. Anz. 29. Bd. 1906. p. 639—640.
32. Becher, Siegfried, *Rhabdomolgus ruber* Keferstein und die Stammform der Holothurien in: Zeit. Wiss. Z. 88. Bd. p. 549.
33. Böhm & Oppel, Leitfaden der mikroskop. Technik. 5. und 6. Aufl.
34. Cuénot, L., Contribution à l'étude anatomique des Astérides in: Arch. Zool. Expér. (2). Tome 4. Suppl. bis 2. Mém. 1888.
35. — Études morphologiques sur les Échinodermes in: Arch. Biol. Tome 11. 1891. p. 303—680.
36. — Études physiologiques sur les Échinodermes in: Arch. Zool. Expér. Tome 9. p. 223—259. 1901.
37. Dietrich, R., Über das Leuchten der Tiere. Gymnasial-Programm Breslau 1888.
38. Ehrenberg, C. G., Vorläufige Mitteilungen einiger bisher unbekannter Strukturverhältnisse bei Akalephen und Echinodermen in: Arch. An. Phys. 1834. p. 577—580 (zur Struktur von *Asterias violacea*).
39. Gadeau de Kerville, Die leuchtenden Tiere und Pflanzen. Leipzig 1893.

40. Giesbrecht, Über das Leuchten der pelag. Copepoden und das tierische Leuchten im allgemeinen in: Mitt. Z. Stat. Neapel. 11. Bd. 1895.
41. Gregory, J. W., The Stelleroidea. Ray-Lancaster, A Treatise on Zoology Pt. 3 Echinoderma. London 1900.
42. Häckel, E., Über die Augen und Nerven der Seesterne in: Zeit. Wiss. Z. 10. Bd. p. 183—190.
43. — Über die Kometenform und den Generationswechsel der Echinodermen: ibid. 30. Bd. Suppl. 1878. p. 424—445.
44. Hamann, Otto, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. 1. Die Holothurien (*Pedata*) und das Nervensystem der Asteriden: ibid. 34. Bd. 1883. p. 145—190.
45. — Beiträge zur Histologie der Echinodermen: Heft 2. Die Asteriden anatomisch und histologisch untersucht. Jena 1885.
46. Hoffmann, C. K., Zur Anatomie der Asteriden in: Niederländ. Arch. Z. 2. Bd. 1872. p. 1—32.
47. Jickeli, Carl F., Vorläufige Mitteilung über das Nervensystem der Asteriden in: Z. Anz. 11. Bd. 1888. p. 339—342.
48. Kükenthal, W., Leitfaden für das zool. Praktikum. Jena 1910. p. 127.
49. Lange, Richard, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Asteriden und Ophiuren in: Morph. Jahrb. 2. Bd. 1876. p. 241—286.
50. Lee & Meyer, Grundzüge der mikroskop. Technik für Zoologie und Anatomie. 3. Aufl. 1907.
51. Loriol, P. de, Notes pour servir à l'étude des Échinodermes in: Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Génève. Vol. Suppl. 1891.31 pp.
52. Ludwig, Hubert, Beiträge zur Astronomie der Asteriden in: Zeit. Wiss. Z. 30. Bd. 1877. p. 99—102.
53. Mangold, E., Leuchtende Schlangensterne und die Flimmerbewegung bei *Ophiothrix fragilis* in: Arch. Ges. Phys. 118. Bd. 1907. p. 613—640. 15 Fig.
54. — Über das Leuchten und Klettern der Schlangensterne. in: Biol. C. B. 28. Bd. 1908. p. 169—176.
55. — Sinnesphysiol. Studien an Echinodermen. 1. Reaktion auf Licht und Schatten in: Zeit. Allg. Phys. 9. Bd. p. 112—146.
56. Mayer, Paul, Über Schleimfärbung in: Mitt. Z. Stat. Neapel. 3. Bd. 1896.
57. Meurer, Wald., Über Augen bei Tiefsee-Seesternen. Bonner Diss. Köln. 1907.
58. Owsjannikow, Ph., Über das Nervensystem der Seesterne in: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg. Tome 15. 1871. p. 310—318.
59. Östergren, Hj., Über die Funktion der Füßchen bei Schlangensternen in: Biol. C. B. 26. Bd. 1904. p. 559—566.
60. Pfeffer, W., Die Sehorgane der Seesterne in: Z. Jahrb. Abt. Morph. 14. Bd. 1901. p. 523—548.
61. Pflüger, E., Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen in: Arch. Ges. Phys. 10. Bd. 1875. p. 275—300.
62. Pietschmann, O., Zur Kenntnis des Axialorgans und der ventralen Bluträume der Asteriden in: Arb. Z. Inst. Wien. 16. Bd. 1906. p. 63—87.
63. Preyer, M., Über die Bewegungen der Seesterne in: Mitt. Z. Stat. Neapel. 3. Bd. 1886/87.
64. Plessner, Helmuth, in: Z. Jahrb. Abt. Allg. Z. Phys. 33. Bd. 1913.
65. Prouho, M., Du sens de l'odorat chez les Étoiles de mèr in: C. R. Acad. Sc. Paris. Tome 110. 1890. p. 1343.

66. Pütter, Aug., Leuchtende Organismen in: Zeit. Allg. Phys. 5. Bd. 1905.
67. Reichensperger, Aug., Zur Kenntnis des Genus *Ophiopsila* Forb. in: Zeit. Wiss. Z. 89. Bd. 1908. p. 174.
68a. — Die Drüsengebilde der Ophiuren: ibid. 91. Bd. 1908.
68b. — Über Leuchten von Schlangensternen in: Biol. C. B. 28. Bd. 1908. p. 166—168.
69. Romanes, George, J. & J. Cossart Ewart, Observations on the Locomotor System of Echinodermata in: Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. 172. 1882. p. 829 bis 885.
70. Rousseau, E., Eine Methode zur Entkalkung und Entkieselung der Schwämme in: Zeit. Wiss. Mikr. 14. Bd. p. 207.
71. Schneider, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Leipzig 1902.
72. Sokolow, Iwan, Zur Frage über das Leuchten und die Drüsengebilde der Ophiuren in: Biol. C. B. 29. Bd. p. 637—648. 6 Fig.
73. Sterzinger, Irene: Über das Leuchtvermögen von *Amphiura squamata* Sars in: Zeit. Wiss. Z. 88. Bd. p. 358—384. T. 23 und 24.
74. Teuscher, R., Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. 3. Asteridae in: Jena Zeit. Naturw. 10. Bd. 1876. p. 453—516.
75. Tiedemann, Friedr., Anatomie der Röhrenholothurie des pommeranzfarbigen Seesterns und Stein-Seeigels. Landshut 1816.
76. Trojan, E., Das Leuchten der Schlangensterne in: Biol. C. B. 28. Bd. 1908.
77. — Leuchtende Ophiuriden in: Arch. Mikr. Anat. 73. Bd. p. 283—312.
78. — Die Lichtentwicklung bei *Amphiura squamata* Sars in: Z. Anz. 34. Bd. p. 776 bis 781.
79. Viviani, Phosphorescentia maris. Genua 1805.
80. Vogt, Carl & Emil Yung, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Braunschweig 1888. 1. Bd. p. 581—618.
81. Wilson, H., The nervous system of the Asteridae with observations on the structure of the organs of sense and remarks on the reproduction of lost rays in: Trans. Linn. Soc. London. Vol. 23. 1860. p. 107—123.

---

## Erklärung der Bezeichnungen und Abbildungen.

In allen Figuren bedeutet:

*Bl*, Blutlakunen;
*F*, Fühler;
*Fn*, Füßchen;
*FnHo*, Füßchenhohlraum;
*Fst*, Furchenstacheln;
*GBl*, Genitalblutgefäß;
*Gp*, Genitalporus;
*Ho*, Hohlräume des Scheibenskelettringes;
*Kq*, Kalkquerrippen;
*Kqst*, Stacheln der Kalkquerrippen;
*Kz*, Keimzellen;
*L*, Langesche Nerven (Hyponeuralsystem);
*L-H*, Leibeshöhle (Enterocöl);
*M*, Magen;
*Me*, Mesenterien;
*Mh*, Mundhaut;
*Mp*, Madreporenplatte;
*OBl*, oraler Blutgefäßring;
*P*, Pedicellarien;
*Ps*, Pseudohämalkanal (Hyponeuralkanal);
*Qum*, Armquermuskeln;

*R*, Regenerationsstellen;
*Rdbl*, Radialer Blinddarm;
*RK*, Radialkanal des Wassergefäßsystems;
*RW*, Ringkanal;
*Rgn*, Ringnerv;
*Rn*, Radialnerv;
*Rst*, Randstacheln;
*RBl*, radiale Blutgefäße;
*Sch*, Schizocöl;
*Schlk*, schlauchförmiger Kanal;
*Schlw*, Wandung des schlauchförmigen Kanals;
*Schst*, Scheibenstacheln;
*Ssch*, Saugscheibe;
*Sp*, Sinnespolster;
*St*, Stachelachse;
*StK*, Steinkanal;
*T*, Terminalplatte;
*Tf*, Tastfüßchen;
*Ti*, Tiedemannsche Körperchen;
*W*, Wurm;
*Z*, Zentralgeflecht des Blutgefäßsystems;
*Zr*, Zwischenrippe;
*a*, After;
*ab*, Amöbocyten;
*ag*, Ausführungsgang;
*ak*, Ausführungskanälchen;
*ap*, Ampulle;
*bg*, Bindegewebe;
*bgz*, Wanderzellen des Bindegewebes;
*c*, Cuticula;
*dr*, Drüsenzellen
*ep*, Epithel;
*ec*, Cölomepithel;
*ek*, Körperepithel;
*epk*, Epithelkern;
*esk*, Epithelsinneszellkern;
*estk*, Epithelstützzellkern;
*end*, Endothel;
*f*, »corpuscules fusiformes«;
*hm*, hyaline Membran;
*i*, interradiale Räume;
*k*, Drüsenzellkern;
*kkg*, Kalkgrundsubstanz;
*lm*, Längsmuskelfasern;
*mf*, Muskelfasern;
*mk*, Muskelkerne;
*nf*, Nervenfasern;
*nz*, Nervenzellschicht;
*ö*, Öffnung;
*pg*, Pigment;
*r*, radiale Räume;
*rm*, Ringmuskelfasern;
*schl*, Schleim;
*sk*, Sekretkörnchen;
*stf*, Stützfasern;
*vd*, Verdickung;
*vs*, Ventilspalt;
*vt*, Ventiltasche;
*w*, Wimpern.

---

# Tafelerklärung.

## Tafel 12.

Fig. 1. Scheibe mit Arm *c*, Vergr. etwa 2.
Fig. 2. Arm *a* (links), Arm *c* (rechts). Vergr. etwa 2.
Fig. 3. Armstücke *d* und *e*. Vergr. etwa 2.
Fig. 4. Distales Ende des Armes *a* in natürlicher Lage. Ok. 3; Obj. 2.
Fig. 5. Terminalfühler der Terminalplatte in eine Ebene gedrückt (etwas schematisiert).
Fig. 6. Terminalplatte in vorhergehender Figur vom Rücken gesehen (etwas schematisiert).
Fig. 7. Terminalplatte seitlich; Fühler etwas herausgehoben, um die Form zu zeigen (etwas schematisiert).

## Tafel 13.

Fig. 8 und 9. Schizocölräume der dorsalen Körperwand mit Bindegewebswanderzellen. Ok. 2, Obj. 4.

Fig. 10. Amöbocyten = »blood globules Sars« aus dem Radialkanal des Wassergefäßsystems. Ok. 5, Obj. 4.

Fig. 11. Horizontalschnitt durch den Radialkanal des Wassergefäßsystems, um die Ventile zu zeigen. Ok. 5, Obj. 2.

Fig. 12. Steinkanal, schlauchförmiger Kanal und Zentralgeflecht des Blutgefäßsystems quer geschnitten. Ok. 0, Obj. 4.

Fig. 13. Querschnitt durch die Ambulacralrinne, der den unteren Armquermuskel nicht getroffen hat. Ok. 5, Obj. 4.

Fig. 14. Querschnitt durch die Ambulacralrinne, der den unteren Armquermuskel getroffen hat. Ok. 3, Obj. 4.

Tig. 15. Querschnitt durch das Armstück *d*. Ok. 3, Obj. 4.

## Tafel 14.

Fig. 16. Vertikaler Längsschnitt durch Fühler und Terminalplatte. Ok. 1, Obj. 4.

Fig. 17. Der mittlere Teil des Sinnespolsters der vorhergehenden Figur vergrößert. Ok. 3, Obj. $^1/_{12}$ Ölimm.

Fig. 18. Querschnitt durch ein Genitalblutgefäß. Ok. 5, Obj. 7.

Fig. 19. Querschnitt durch den proximalen Teil des Armes *c* (radialer Blinddarm noch unpaar), um die Genitalblutgefäße zu zeigen. Ok. 1, Obj. 4.

Fig. 20. Vergrößerter Teil aus Fig. 15. Ok. 5, Obj. $^1/_{12}$ Ölimm.

Fig. 21. Längsschnitt durch eine Saugscheibe von *Brisinga coronata*. Ok. 3, Obj. 7.

Fig. 22. Längsschnitt durch einen Randstarhel derselben Art. Ok. 0, Obj. 4.

R. FRIEDLÄNDER & SOHN IN BERLIN N. W. 6.

## Preisermäßigung

Wir haben den Preis des in unserem Verlage erschienenen Fundamentalwerkes der systematischen Conchyliologie:

### Dr. Carl Agardh Westerlund

# Fauna der in der palæarktischen Region

Europa, Kaukasien, Sibirien, Turan, Persien, Kurdistan, Armenien, Mesopotamien, Kleinasien, Syrien, Arabien, Ägypten, Tripolis, Tunesien, Algerien und Marokko

## lebenden Binnenconchylien

2 Bände in 7 Heften mit 2 Supplementheften. 1885—1890. 2061 Seiten in Groß-8° für kurze Zeit (von Mark 67,50) auf Mark 40.— ermäßigt.

Noch nie zuvor ist die Molluskenfauna eines so bedeutenden Gebietes in ähnlich erschöpfender Weise, mit Berücksichtigung der neuesten Forschungen und Entdeckungen, beschrieben worden.

Das Werk ist jedem Conchyliologen unentbehrlich

Sobald eine bestimmte Anzahl von Exemplaren verkauft ist, tritt der ursprüngliche Preis wieder ein. Der Preis der einzelnen Teile bleibt unverändert.

Heft I: Familiae Testacellidae, Glandinidae, Vitrinidae et Leucochroidae. 1886. 95 pg. M. 3,50. — Heft II: Genus Helix. 1889. 473 u. 31 pg. M. 16. — Heft III: Genera Buliminus, Sesteria, Pupa, Stenogyra et Cionella. Mit Beilage: Nachträge und Berichtigungen zum Heft 1, 3—4. 1887. 198 u. 26 pg. M. 7.50. — Heft IV: Subfamilia Pupina. Genera Balea et Clausilia. 1885. 237 pg. M. 7.50. — Heft V: Familiae Succinidae, Auriculidae, Limnaeidae, Cyclostomidae et Hydrocenidae. 1885. 157 pg. M. 5.50. — Heft VI: Familiae Ampullaridae, Paludinidae, Hydrobiidae, Melanidae, Valvatidae et Neritidae. 1887. 156 pg. u. 13 pg. Register M. 5.50. — Heft VII: Malacozoa Acephala. 1890. 319 pg. u. 31 pg. Register M. 11.50. — Supplement I. 1890. 179 pg. M. 6. — Supplement II. Allgemeines Register der in der Paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. 1890. 136 pg. M. 4.50.

## Katalog der in der palæarktischen Region lebenden Binnenconchylien

von

### Dr. Carl Agardh Westerlund

1890. 225 Seiten und 128 Seiten (Register) in Groß-8° bleibt unverändert wie früher: Mark 12.


Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

# MITTEILUNGEN

AUS DER

# ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

## REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE

Smithsonian Institution
JUL 8 1924
National Museum.

**22. BAND**

SCHLUSSHEFT (Nr. 13—16)

**Dietz,** Gadidae, S. 433; **Giesbrecht,** Squilla, S. 459;
**Balß,** Pontoniide, S. 523; **Naef**, Cephalopoden, S. 527

BERLIN

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN

1914—1921

*Ausgegeben den 31. März 1921.*

# Über die systematische Stellung der Gadidae.

## Zugleich Nr. 2 der „Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier".

Von

Dr. **P. A. Dietz**
Prosektor am anatomischen Institut in Leiden.

Mit 14 Figuren im Text.

Der Platz der Gadidae und der ihnen verwandten Formen war in den bis jetzt aufgestellten Teleostiersystemen ein ziemlich wechselnder, und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen sind auch noch heute nichts weniger als klar. Cuvier (1828) vereinigte die Gadoidae (les Gadoïdes), unter welche er auch *Macrourus* mit aufnahm, mit den Pleuronectidae (Poissons plats) und den Cyclopteridae (Discoboles) zu seiner Abteilung der Malacoptérygiens subbrachiens, denen er auch die Gattung *Echeneis* anhangsweise anschließt.

Johannes Müller schuf den Namen Anacanthini, welcher sich seither in der Systematik erhalten hat. Er vereinigt die Gadoidae und Pleuronectidae als Anacanthini subbrachii, denen die Ophidini als Anacanthini apodes gegenübergestellt werden. Nach Günther (1880) zerfallen die Anacanthini in zwei Hauptgruppen: die symmetrischen Anacanthini gadoidei und die asymmetrischen Anacanthini pleuronectoidei. Erstere Abteilung umfaßt neben den eigentlichen Gadidae auch die Lycodidae, Ophidiidae und Macruridae. In den späteren systematischen Versuchen von Cope, Jordan, Gill (nach Bronn [1901—13]) werden die Gadoidae noch immer in eine mehr oder weniger entfernte Beziehung gesetzt zu den Pleuronectidae. Thilo (1901), später auch Boulenger (1902) stellen die letztere Familie in die Nähe der Zeidae und von *Amphistium*; sie werden trotz des Fehlens harter Flossenstrahlen unter die Acanthopterygier aufgenommen, also endgültig von den Gadoidae getrennt. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der letzteren, welche, nur noch mit den Macrouridae und Muraenolepidae vereinigt, nunmehr die Gruppe der Anacanthini

bilden, bleiben aber immer noch rätselhaft. Im allgemeinen ist bei den neueren Systematikern die Neigung vorherrschend, sie als eine verhältnismäßig alleinstehende Gruppe zu betrachten und von sehr niedrig stehenden Formen abzuleiten. Die unverkennbaren Übereinstimmungen mit den höheren Teleostiern, wie die starke Verknöcherung des Kopfskeletts und die hohe Ausbildung desselben, die weit nach vorn gerückten Bauchflossen usw. werden als Konvergenzerscheinungen gedeutet. Am weitesten geht wohl CUNNINGHAM[1], welcher in Betracht der bekannten symmetrischen Bildung der Schwanzflosse die Gadidae sogar direkt von den Crossopterygiern ableiten will, unter welchen die fossilen Coelacanthidae allerdings in ihrem Schwanzskelett eine auffallende Ähnlichkeit mit den Gadidae zeigen.

BOULENGER (1902, p. 298) spricht sich ziemlich bestimmt zu Gunsten einer näheren Verwandtschaft der Gadidae und der höheren Acanthopterygii aus: »In spite of the absence of fins, the Gadoids offer a combination of characters . . . . which, taken together, indicate descent from the Acanthopterygians, and not from the lower Teleosteans, a conclusion further supported by their relationship to the Blenniids and Trachinids. This being admitted, il follows that the characters which serve to define them as a group are the result of specialization, not primitive.«

REGAN (1903) kommt jedoch zu gerade entgegengesetzten Schlüssen. Mehrere wichtige Unterscheidungsmerkmale, wie das Fehlen harter Flossenstrahlen, die große Zahl der Strahlen der Bauchflosse, Fehlen einer direkten Verbindung zwischen Becken und Schultergürtel faßt er auf als Zeichen einer primitiven Konstitution und Abstammung von niederen Formen: »I am inclined to think that the Gadoids . . . are derived from some Haplomous stock from which the Berycidae have also descended, and of which the Stephanoberycidae may well be the living representatives.« Augenscheinlich hat BOULENGER sich später der Ansicht seines Mitarbeiters angeschlossen, denn in seiner »Synopsis of the Suborders and Families of Teleostean Fishes« (1904 a) und im 7. Band der »Cambridge Natural History« (1904 b) trennt er die Anacanthini als neunte Unterordnung völlig von den Acanthopterygiern, und in dem beiden Arbeiten beigegebenen Schema (1904 b p. 542) erscheinen sie als ein gesondert aus den Haplomi hervorgehender Seitensproß. Noch weiter in dieser Richtung geht GOODRICH (1909). Er legt besonders großen Wert auf die hier in erster Linie zu besprechenden Verhältnisse der Interorbitalregion und der Riechnerven und führt den Ursprung der Gadidae zurück auf »some

[1] In Science Progress (2) 1. p. 498. Zitiert nach BOULENGER (1902) p. 296.

remote ancestral fish, possibly even outside the group B, in which they are here provisionally included«. Diese Gruppe B aber umfaßt alle Teleostier mit Ausnahme der Leptolepidae und Cypriniformes s. Ostariophysi.

Es war das Studium der Kiemen- und Kieferbogenmuskulatur (Dietz 1912), das mich zuerst auf den Gedanken brachte, daß die nächsten Verwandten der Gadidae zu suchen sind unter den Scleroparei, und namentlich die Gattungen *Cyclopterus* und *Liparis* als solche anzusehen, die Gadidae somit echte Acanthopterygier sind. So unwahrscheinlich uns diese Behauptung zuerst auch vorkommen mag in Betracht der äußeren Erscheinung dieser beiden Fischgattungen, so wurde ich doch durch die weitere Untersuchung anderer Organsysteme in meiner Auffassung bestärkt. Wie ich auf den nachfolgenden Seiten auseinanderzusetzen beabsichtige, gibt es kaum ein einziges der für die Gadidae als charakteristisch geltenden Merkmale, welches sich nicht wenigstens auch bei einer der beiden obengenannten Gattungen nachweisen ließe. Besonders willkommen war mir, daß sich unter den mir von der zoologischen Station in Helder zugesandten Gadidae auch ein *Raniceps raninus* befand, der sich in mancher Hinsicht mehr als die übrigen Gadidae den Cyclopteridae näherte, in einigen Merkmalen sogar sich mehr mit den letzteren als mit den ersteren übereinstimmend erwies. Die plumpe Körpergestalt, sowie der breite Kopf bilden schon in der äußeren Erscheinung ein Bindeglied zwischen den ziemlich schwerfälligen Cyclopteridae und den flinken, räuberischen *Gadus*-Arten.

Außerdem standen mir zur Verfügung:

*Gadus lata* (*Lota vulgaris*),
*Gadus morrhua*,
*Gadus aeglefinus*,
*Gadus merlangus*,
*Gadus luscus*,
*Gadus minutus*,
*Molva vulgaris*,
*Phycis blennoides*,
*Merluccius vulgaris*,
*Motella communis*

und als einzige zu den Macruridae gehörige Art *Macrourus coelorhynchus* (*Coelorhynchus atlanticus*).

Ich konnte jedoch nur die beiden Cyclopteriden-Gattungen, sowie *Raniceps* und die *Gadus*-Arten vollständig untersuchen, indem das Studium der übrigen Gattungen sich auf die allerdings in systematischer Hinsicht sehr wichtige Muskulatur beschränkte.

## I. Septum interorbitale und Nervus olfactorius.

Die Gadidae unterscheiden sich von allen Acanthopterygiern, und von der großen Mehrzahl der Teleostier überhaupt dadurch, daß ihre Nervi olfactorii auf ihrem Wege zum Riechorgan nicht in die Orbita eintreten. Bei der Gattung *Gadus* (Fig. 1) ziehen sie sich wie zwei sehr dünne Fäden, in dem oberen Teil des Septum interorbitale eingeschlossen, zwischen den Augen nach vorn. Sie liegen in einer engen Höhle, welche an

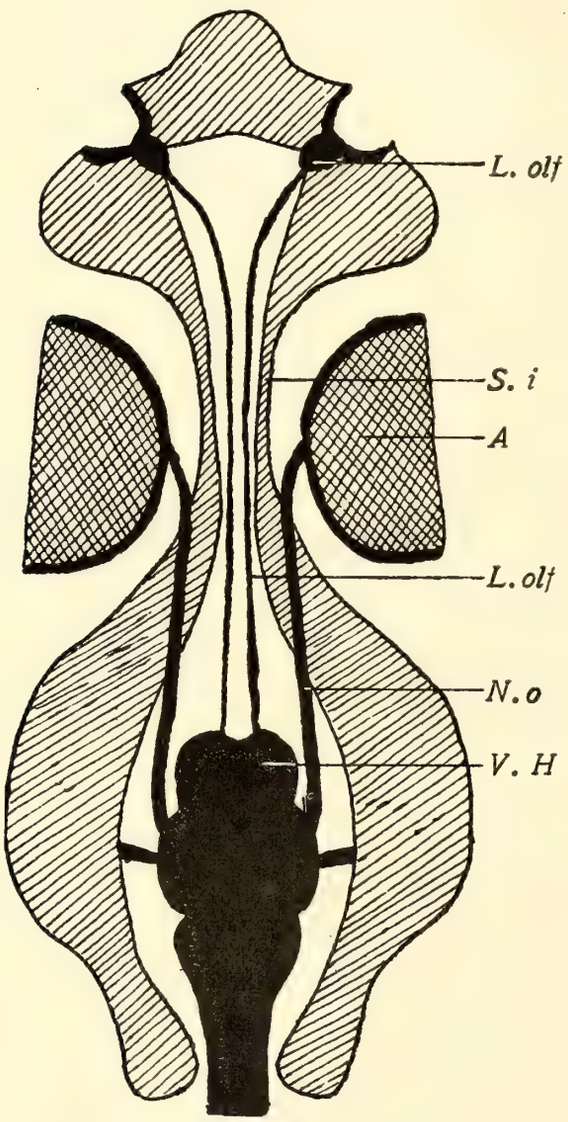



Fig. 1.

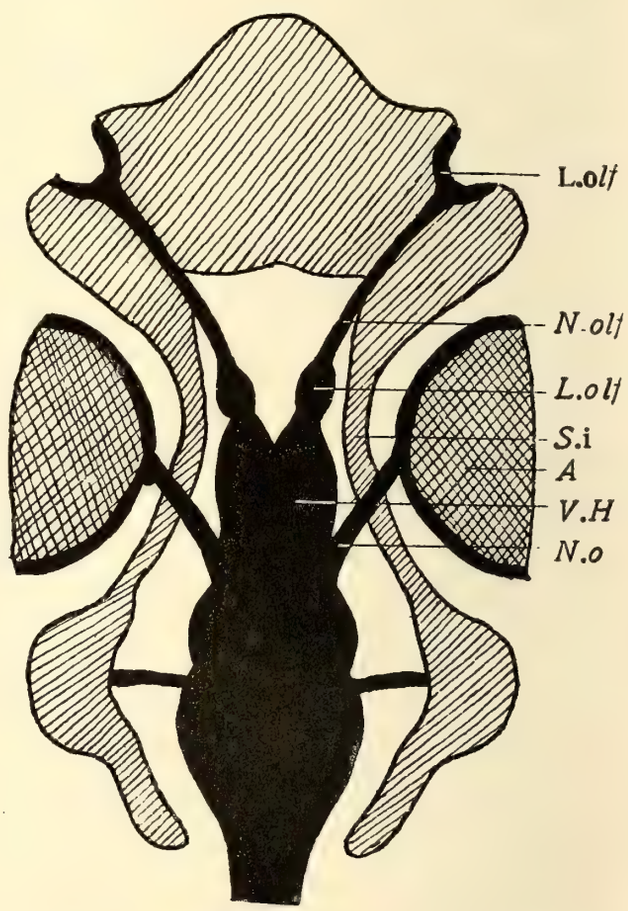



Fig. 2.

Fig. 1. Flächenschnitt durch Kopf und Gehirn von *Gadus morrhua*. Schematisch. *A.* Auge; *L.olf.* Lobus olfactorius; *N.o.* Nervus opticus; *N.olf.* Nervus olfactorius; *S.i.* Interorbitalseptum; *V.H.* Vorderhirn. — Fig. 2. Flächenschnitt durch den Kopf eines Cyprinoiden. Bezeichnungen wie in Fig. 1.

ihrem Hinterende mit der Höhle des Gehirns kommuniziert, also einen kanalartigen Fortsatz desselben darstellt. Bevor die Nerven in das Geruchsorgan eintreten, bilden sie eine kugel- bis eiförmige Anschwellung (Fig. 1 L.*olf.*), welche sich den Geruchskapseln dicht anschmiegt. Das Ganze gleicht außerordentlich den bei den Selachiern herrschenden Vor-

richtungen, wo sich bekanntlich der Tractus olfactorius, an seinem Ende zu einem Bulbus olfactorius anschwellend, weit nach vorn erstreckt, und unterscheidet sich nur durch die größere Geräumigkeit der Höhle. Goodrich (1909, p. 364, Fig. 353 *C*) bezeichnet denn auch den Geruchsnerven der Gadidae als einen Tractus olfactorius und die Anschwellung zwar als einen Lobus olfactorius, weil er jedoch auch den Geruchskolben der Selachier mit diesem Namen nennt, hält er die beiden Gebilde offenbar für homolog. Eine derartige Bildung kommt unter den Teleostiern nur den Cypriniformes (Ostariophysi) und den Galasciidae zu, woselbst jedoch die Anschwellungen dem Vorderhirn unmittelbar anliegen (Fig. 2, *L.olf.*).

Das ist auch der Fall bei der großen Mehrheit der Teleostier, welche ein Interorbitalseptum haben und bei welchen die Geruchsnerven in die Orbita eintreten (Fig. 3).

Wäre die Goodrichsche Auffassung die richtige, so wäre allerdings dies eine Merkmal wichtig genug, den Gadidae eine sehr isolierte Stellung im System anzuweisen.

Lassen wir aber vorläufig dahingestellt sein, ob die Geruchsnervenanschwellung der Teleostier — sie befinde sich denn am Proximal- oder Distalende des Olfactorius — mit dem Bulbus olfactorius der Selachii gleichgestellt werden kann, so bleibt die Frage bestehen, ob die Fortsetzung der Gehirnhöhle zwischen den Augen als primitiv (wie bei den Cypriniformes) oder als sekundär angesehen werden muß; das gleiche gilt für die Stellung des Geruchkolbens.

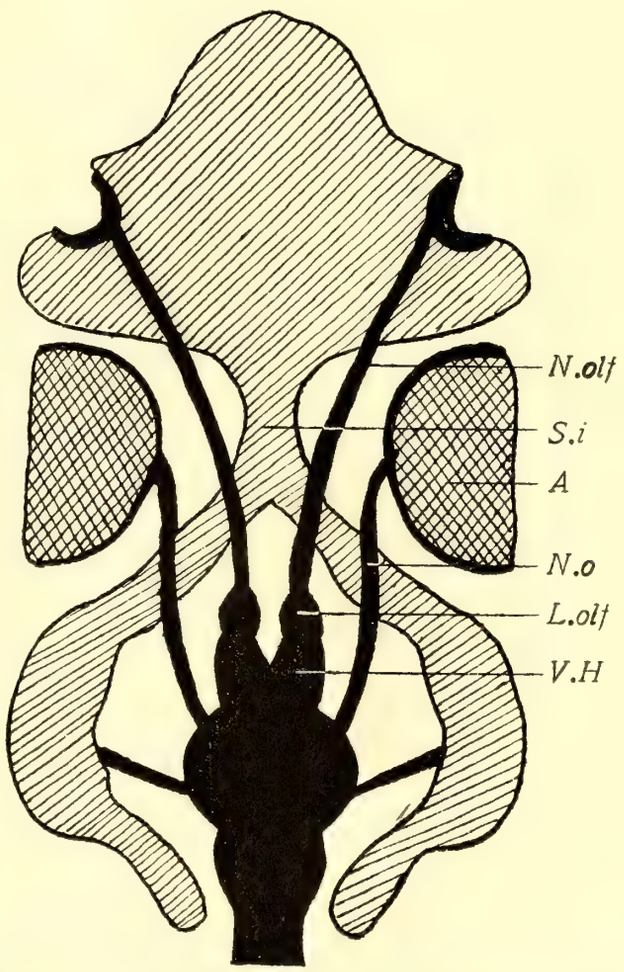



Fig. 3. Wie Fig. 1 und 2. Mehrzahl der Teleostier.

Als eine für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Gadidae sehr wichtige Tatsache ist zu konstatieren, daß sich bei *Cyclopterus* und *Liparis* im Prinzip ganz die gleiche Bildung vorfindet. Bei *Cyclopterus* (Fig. 4) erstreckt sich die Gehirnhöhle zunächst nicht zwischen die Augen, bei dem zusammengedrängten Bau des Kopfes endet

dieselbe vielmehr schon weiter caudad. Es besteht ein sehr breites Interorbitalseptum, die Nervi olfactorii treten jedoch — und das ist eben das Wichtige — nicht in die Orbita ein: sie bleiben in ihrem ganzen Verlauf in der gallertig-knorpeligen Masse des Interorbitalseptums eingeschlossen. Ihre nur leicht angedeutete Anschwellung liegt dem Vorderhirn unmittelbar auf. Bei *Liparis* (Fig. 5) sind die Verhältnisse leicht auf diejenigen von *Cyclopterus* zurückzuführen. Nur erstreckt sich die Höhle des Gehirns beträchtlich weiter nach vorn und reicht zwischen den Augen bis nahe an die Nasenkapseln; die Olfactorii sind in ihrem ganzen Verlauf in dieser Höhlung eingeschlossen; in ihrer distalen Hälfte sind sie

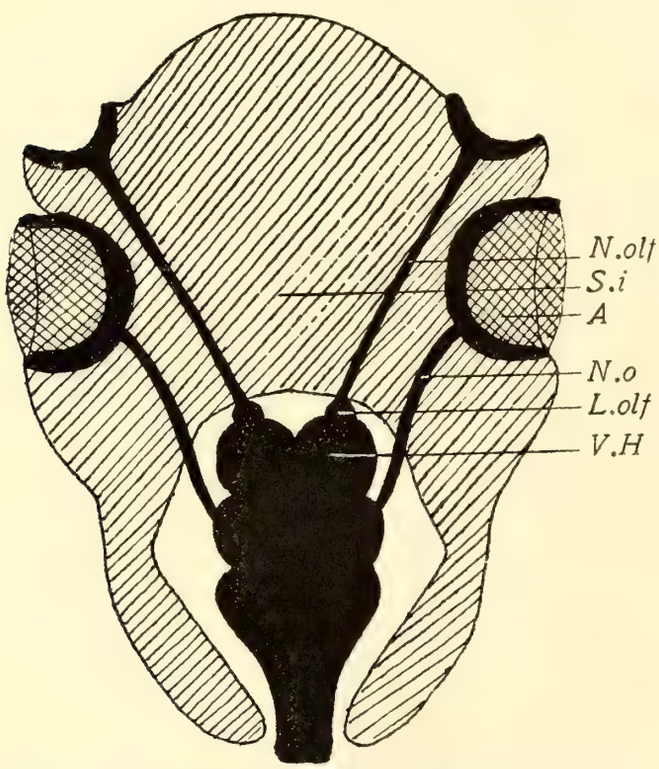



Fig. 4. *Cyclopterus lumpus.* Wie Fig. 1—3.

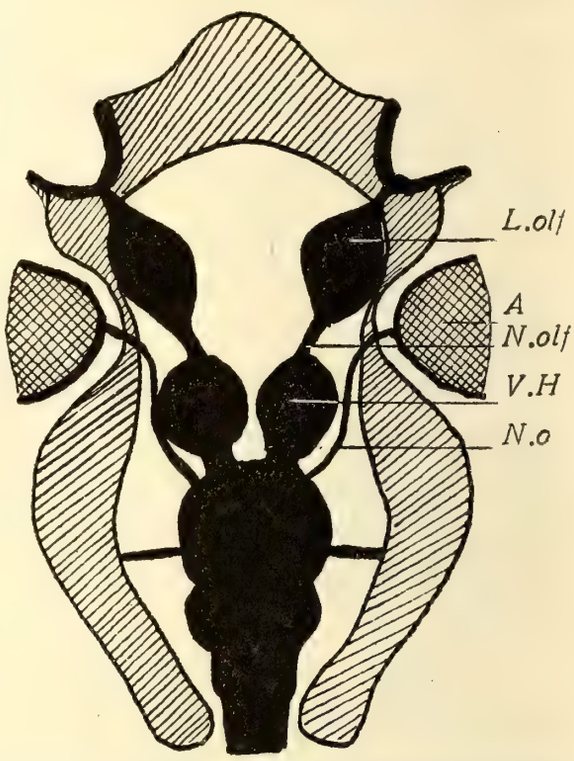



Fig. 5. *Liparis vulgaris.* Wie Fig. 1—4.

spindelförmig angeschwollen. Die Anschwellung erscheint als ein gestielter Körper den Corpora striata aufsitzend und steht an Größe nur wenig hinter diesen zurück. Die Übereinstimmung einerseits mit *Cyclopterus*, anderseits aber mit *Gadus* ist ganz klar und leicht aus den drei Schemata ersichtlich; nur hat sich bei *Gadus* der Vorderteil der die Nerven einschließenden Höhle kanalartig verengert, und als unmittelbare Folge sind die Olfactorii länger und dünner geworden, und hat sich die Anschwellung sozusagen am Distalende konzentriert.

Der Unterschied zwischen den Cyclopteridae und Gadidae wird aber vollständig verwischt durch die Befunde bei *Raniceps*. Hier sind die Verhältnisse ganz wie bei *Cyclopterus*, nur liegt die Anschwellung etwas weiter nach vorn, vom Corpus striatum durch einen deutlich wahrnehmbaren

Stiel abgesetzt, welcher jedoch so kurz ist, daß sie in der Dorsalansicht demselben unmittelbar aufsitzend erscheint. (Die Fig. 4 ist also mit dieser Einschränkung auch für *Raniceps raninus* gültig.) Bei *Raniceps fuscus* ist sie nach STANNIUS (1849, p. 2) ein wenig weiter nach vorn gerückt und liegt auf etwa ein Drittel der Länge des Nerven vom Corpus striatum entfernt. Die Gadiden-Gattung *Raniceps* hat also dieses wichtige Gadidenmerkmal weniger ausgeprägt als *Liparis*. Als mögliche Ursache des von allen höheren Teleostiern abweichenden Verlaufs der Geruchsnerven bei den Cyclopteridae verweise ich auf das eigentümlich gebildete, kurze und breite Cranium dieser Fische. Man kann sich leicht vorstellen, daß eine derartige Umbildung eines ursprünglich schlankeren Kopfes Anlaß dazu gab, daß die Nervi olfactorii ihrer ganzen Länge nach im Septum interorbitale eingeschlossen blieben. Auch *Raniceps* hat ja einen ziemlich breiten Kopf. Dann aber ist anzunehmen, daß bei einer nachher wieder eintretenden Streckung des Kopfes, und namentlich seiner Interorbitalregion, welche mit einer leicht verständlichen Verschmälerung des interorbitalen Septums zusammenfiel, der einmal erworbene Zustand beibehalten wurde, indem sich sekundär im oberen Teile des Septums ein enger Kanal bildete, der die Nerven enthielt, welcher also nicht der direkten Verlängerung der Gehirnhöhle in rostraler Richtung, wie es bei den Cypriniformes der Fall ist, gleichgestellt werden darf. Die Ähnlichkeit, namentlich zwischen den Cyclopteriden und Cyprinoiden sehr auffällig, beruht auf Konvergenz. Bei *Liparis* ist der Kanal noch ziemlich breit, der Kopfgestalt entsprechend; auch die Lage der Anschwellungen der Geruchsnerven, welche (man vergleiche die Reihe *Cyclopterus*, *Raniceps raninus*, *Ran. fuscus*, *Liparis*, *Gadus*) dem Nerven entlang bis in die Nähe des Geruchsorgans rostralwärts gerückt ist, erfordert wohl noch lange Zeit einen ziemlich breiten Raum. Als nächste Ursache der Verschmälerung des Septums ist wiederum die Vergrößerung des Auges anzunehmen, man vergleiche nur an jedem Habitusbilde den außerordentlichen Unterschied in der relativen Größe des Augapfels bei *Cyclopterus* von *Liparis* einer-, den Gadidae anderseits!

## II. Das Schwanzskelet.

BOULENGER (1902) und die anderen neueren englischen Systematiker betrachten die Schwanzflosse der Gadidae als ein ganz besonderes Gebilde, welches von derjenigen der übrigen Teleostier grundverschieden ist. GOODRICH (1909, p. 480) spricht von einem »pseudocaudal«; es soll entstanden sein aus der Verschmelzung der hinteren Teile der den Macruridae zukommenden langen, ununterbrochenen Rücken- und Analflosse; die wirkliche Schwanzflosse soll also eingegangen sein.

Ich kann dieser Auffassung, welche sich auf eine angebliche Abstammung der Gadidae von macruriden-ähnlichen Vorfahren und außerdem auf die Tatsache stützt, daß die Strahlen der Schwanzflosse einer größeren Anzahl nur wenig modifizierter Neural- und Hämalbogen der letzten Wirbel direkt aufsitzen, in keiner Weise beipflichten. Alle die typischen Züge des Gadidenschwanzes lassen sich schon bei den Cyclopteridae, ja sogar schon bei *Cottus* nachweisen, und ich sehe denselben durchaus als einen nur in geringem Maße abgeänderten, sonst aber typischen Teleostierschwanz an. Daß der Schwanzflosse von *Gadus*, sowie aller der genannten Teleostier, ein heterocerker Typus zugrunde liegt, erhellt schon aus dem asymmetrischen Bau des Schwanzes des jugendlichen Kabeljaus (Goodrich, 1909, Fig. 509, p. 479, nach Agassiz). Aber eine den Gadidae nur wenig nachgebende, nicht nur äußere, sondern auch innere Symmetrie weisen schon die Schwanzflossen von *Cottus*, *Cyclopterus* und *Liparis* auf. Das an seinem Hinterrande mit einem tiefen Einschnitt versehene Os hypurale steht in der Sagittalebene symmetrisch zur Körperachse; ihm schließen sich die Mehrzahl der Flossenstrahlen direkt an. Das Schwanzskelet der Gadidae unterscheidet sich aber nun dadurch von diesen, daß dem Os hypurale der Einschnitt an seinem Hinterende fehlt (bei *Raniceps* ist dies noch angedeutet); außerdem ist der Knochen relativ viel kleiner, dementsprechend sitzen ihm nur eine kleine Zahl Flossenstrahlen direkt auf (bei *G. luscus* zählte ich 4, bei *G. merlangus* 5); alle die anderen haben sich den Neural- bzw. Hämalbogen angeschlossen. Letztere Tatsache ist also nur als eine direkte Folge einer Größenabnahme des Os hypurale aufzufassen, und die Schwanzflosse der Gadidae direkt von derjenigen der genannten Scleropareidengattungen abzuleiten.

### III. Die Infraorbitalknochen.

Für die Scleropareidae ist bekanntlich die hohe Ausbildung der infraorbitalen Knochenreihe charakteristisch, welche bei den Triglidae zur Bildung eines starken Wangenpanzers geführt hat. Bei *Cottus* äußert sich diese Tendenz nur in der ventrocaudalen Ausdehnung einer einzelnen, bei *Liparis* der einzigen suborbitalen Knochenplatte. Den Gadidae fehlt diese besondere Bildung, mit Ausnahme jedoch von *Raniceps raninus*, welcher sich in dieser Hinsicht ganz wie ein richtiger Scleropareide verhält. Die Infraorbitalknochen sind sehr unregelmäßig geformt, an ihrer Außenseite befinden sich eine Menge großer schleimgefüllter Höhlen und Kanäle. Die dritte Knochenplatte aber ist viel größer als die vorhergehende und die nächstfolgende, und bildet einen in ventrocaudaler Richtung sich bis halbwegs des Präoperculare erstreckenden Fortsatz.

## IV. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln.

Die Muskeln der Kiefer- und Kiemenbogen der Teleostier, welche sich in den letzten Jahren nach langjähriger Vernachlässigung einer zunehmenden Aufmerksamkeit der Forscher erfreuen, werden auch immer mehr erkannt in ihrer Bedeutung für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen. Es war das Studium dieser Muskulatur, welches zuerst die Überzeugung in mir erweckte (Dietz 1914, p. 136), daß die Gadidae (und wahrscheinlich die Anacanthini überhaupt) echte Acanthopterygii sind, und wir ihre nächsten Verwandten unter den Scleroparei zu suchen haben. Der sehr charakteristische Muskelkomplex an den dorsalen Enden der Kiemenbogen, welchen ich im 22. Band, p. 106—108 dieser Zeitschrift beschrieb und als Acanthopterygoiden-Typus benannte, findet sich bei allen Gadidae und auch bei der untersuchten *Macrourus*-Art in sehr hoher Ausbildung vor, wie ein Blick auf Fig. 6 lehrt. Ich benutze die Gelegenheit, hier die Beschreibung der Verhältnisse bei *Gadus morrhua*, einem in dieser Hinsicht sehr typischen Vertreter der Familie einzuschalten, welche ich meiner 1912 erschienenen Doktordissertation (p. 42—47) entnehme.

Der ganze Komplex der **Levatores anteriores** entspringt, dicht zusammengedrängt, aber fast gar nicht zusammenhängend, am Seitenrande des Craniums (Pteroticum, Opisthoticum und einem kleinen Teil des Prooticums) hinter und zum kleinsten Teil auch unter der Gelenkhöhle für das Hyomandibulare. Es sind nur drei Levatores anteriores externi vorhanden (Fig. 6 $L_{II}$ und $L_{IV}$; der erste Levator externus wird in der Figur von den anderen Muskeln verdeckt). Der Levator des zweiten Kiemenbogens ist nur halb so breit wie der des ersten, der des vierten Kiemenbogens ($L_{IV}$) ist ein sehr breites Muskelband, welches der Innenseite der übrigen Muskeln der Levatoresgruppe entlang, sich in ventrocaudaler Richtung hinziehend, zum vierten Epibranchiale begibt, um sich an dessen hinter der dorsalen Apophyse liegenden Teil zu inserieren. Ein eigener Levator für den dritten Kiemenbogen fehlt. Der Ursprung des ersten Levator internus (oder Levator ossium pharyngeorum Fig. 6 *L.o.ph.a.*) schiebt sich zwischen denjenigen des ersten Levator externus und den des nächstfolgenden ein. Die Muskelplatte ist etwa ebenso breit wie der Levator ext. arc. I und inseriert sich an den Vorderrand des Os pharyng. sup. (Phar. branch. II) oder, um es genauer zu bezeichnen, weil dieser Knochen sich nach vorn verjüngt, teils an den rostromedialen, teils an den rostrolateralen Rand.

Der weit schmälere zweite Levator internus (Levator oss. phar. posterior, Fig. 6 *L.o.ph.p.*) liegt an seinem Ursprung medial vom ersten Levator internus, lateral vom zweiten Levator externus. Er drängt sich

in seinem weiteren Verlauf zwischen den später zu besprechenden M. obliquotransversus arc. II und den eigentlichen Obliquus hinein und inseriert sich, indem er sich unter letztgenannten Muskel schiebt, an die Oberfläche des Os phar. sup.

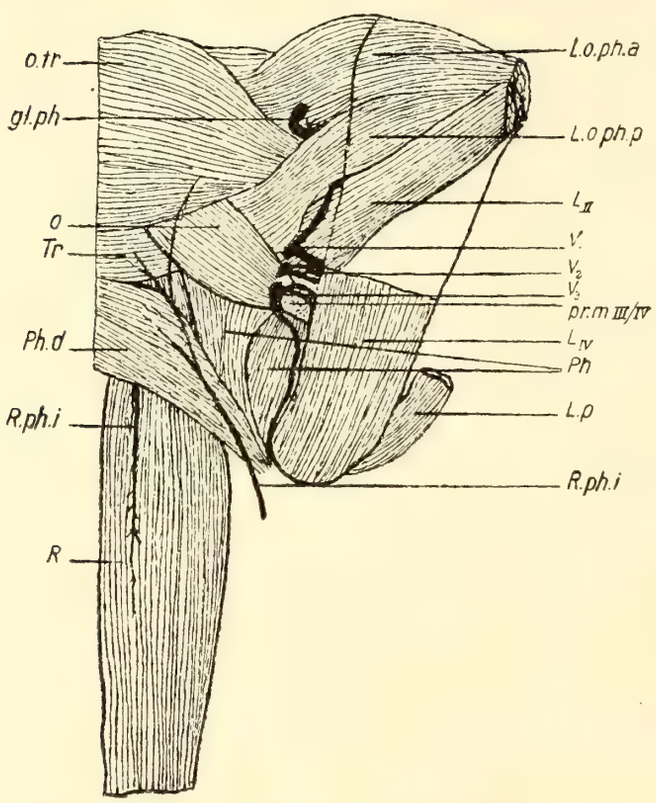



Fig. 6. *Gadus morrhua.* Muskeln an den dorsalen Enden der Kiemenbögen, von der Dorsalseite aus gesehen. Die Levatores sind nach außen umgeschlagen, der vierte Levator sowie der Levator posterior halbwegs abgeschnitten. — Knochen: *pr.m.III/IV* Processus muscularis vom dritten und vierten Kiemenbogen zusammen gebildet. — Nerven: *gl.ph.* Glossopharyngeus; $V_1$—$V_3$ Vagusäste; *R.ph.i.* Ramus pharyngeus inferior. — Muskeln: *L.o.ph.a.*, *L.o.ph.p.* Levator oss. pharyng. anterior und posterior; $L_{II}$, $L_{IV}$ Levatores externi des zweiten und vierten Bogens. (Lev. arc. I in der Figur unsichtbar.) *L.p.* Levator posterior des vierten Bogens; *o.tr.* Obliquotransversus; *o.* Obliquus; *Tr.* Transversus dorsalis; *Ph.* Pharyngealmuskulatur; *Ph.d.* deren transversale Dorsallamelle; *R.* Retractor oss. pharyng.

Der **Levator posterior arc. IV** (Fig. 6 *L.p.*) ist nur ein sehr schwacher Muskel, welcher weit nach hinten an der Grenze des Opisthoticum und des Occipitale laterale, fast auf der Hinterfläche des Schädels, entspringt und sich in nächster Nähe des Levator ext. arc. IV, aber etwas mehr nach außen, ans vierte Epibranchiale inseriert.

Der **Obliquus** (*o.*), ein der Dorsalseite der Ossa pharyngea flach aufliegender, rostrad sich dreieckig verbreiternder Muskel, entspringt an dem von den Apophysen des Epibranchiale III und IV (*pr.m.III/IV*) im engsten Anschluß gebildeten runden Fortsatz und inseriert sich an der Innenseite des aufgeworfenen Randes des Os phar. sup. Seine vordere, breitere Hälfte wird in der Dorsalansicht vom Obliquotransversus vollständig verdeckt.

Der **Obliquotransversus** (*o.tr.*) kommt den Gadidae in sehr hoher spezialisierter Ausbildung zu. Seine Fasern verlaufen quer zwischen den beiderseitigen Epibranchialia des zweiten Kiemenbogens, sowie zwischen den Ossa pharyng. sup. Ein Teil der an erstgenannter Stelle entspringenden Fasern begibt sich jedoch zum Außenrande des Os phar. sup. und bildet so in ziemlich scharfer Ausbildung den schon früher beschriebenen

(Dietz 1914, p. 107) Abschnitt $o.tr_2$, in der Figur nicht sichtbar. Die übrigen (hinteren) bilden eine sagittal stehende Lamelle, welche nach einer etwa 90° betragenden Ablenkung ihres Verlaufs in die dicke, die Ossa phar. sup. bedeckende Muskelplatte übergehen. Letztere bildet an ihrer Oberseite, wo sie der Schädelunterseite anliegt, eine derbe Fascie.

Der **Transversus dorsalis,** an seinem Vorderrande kaum noch in Zusammenhang mit dem Obliquotransversus, ist aus zwei hintereinander liegenden queren Muskellamellen zusammengesetzt. Die vordere (*Tr.*) spannt sich brückenartig zwischen den beiden Ossa pharyng. sup. aus; die hintere (*Ph.a.*) schließt sich der queren und der in der Längsrichtung verlaufenden seitlichen Pharynxmuskulatur (*Ph.*) an; beide überwölben die Retractoren der oberen Schlundknochen.

Die Retractores oss. phar. (*R.*) sind sehr starke Muskeln, im Querschnitt von der Gestalt einer schmalen Ellipse. Sie entspringen an der Unterfläche des dritten Wirbels und nehmen ihren Verlauf dorsal von der in Fig. 6 nicht dargestellten queren Pharynxmuskulatur; nur in der unmittelbaren Nähe ihrer Insertion werden sie, wie oben beschrieben, von einer queren Pharynxlamelle überbrückt.

Der von Vetter bei *Esox* Obliquus dorsalis posterior benannte Muskel, der sich zwischen dem vierten Ceratobranchiale und der hinteren Spitze des Os pharyng. inf. erstreckt, findet sich auch bei *Gadus* in nur wenig abweichender Gestalt vor.

Wie aus der vorhergehenden Beschreibung sogleich zu ersehen, weist der ganze Muskelkomplex einen sehr hoch spezialisierten Charakter auf, wie solches auch unter den Acanthopterygiern nur bei den höher ausgebildeten Familien vorkommt; namentlich durch das Fehlen eines besonderen Levators des dritten Kiemenbogens, wie solches unter den Scleroparei nur der Fall ist bei *Cottus*, *Liparis* und *Cyclopterus*, außerdem bei allen darauf untersuchten Gattungen der Jugulares, sowie bei den bis jetzt nicht zu den Acanthopterygiern gerechneten *Balistes* und *Lophius* (Dietz 1912 und 1914; man vergleiche auch die Tabelle p. 162/163 der erstgenannten Schrift).

An den ventralen Enden der Kiemenbogen haben die Acanthopterygier einen sehr charakteristischen Muskel aufzuweisen, nämlich den Pharyngohyoideus, welcher niemals bei den niederen Fischen angetroffen wird (Dietz 1912, Tabelle p. 172). Bei den Gadiden kommt er ebenfalls vor, in der Gestalt einer schmalen, dreieckigen Muskelplatte, deren Rostralende sich bei ihrer Insertion am Urohyale zwischen den beiden Hälften des Sterno-hyoideus hineinschiebt, während sie caudad in eine lange und dünne Sehne übergeht, welche sich an das Os pharyng. inf. festsetzt.

Die übrigen hierhergehörigen Muskeln, denen jedoch aus systematischen Gesichtspunkten kein besonderer Wert beizulegen ist, sind:

1. Drei **Obliqui,** am ersten, zweiten und dritten Kiemenbogen, denen sich sehr reduzierte Mm. interbranchiales anschließen. Nur der dritte Obliquus ist kräftig entwickelt und setzt sich aus zwei unvollständig getrennten Bäuchen zusammen, welche sich an die Spitze der Apophyse des dritten Hypobranchiale, sowie an dieses Knochenstück selbst inserieren.

2. Von dem bei den niederen Fischen meistens sehr viel reicher entwickelten System der **Interarcuales ventrales** bleibt nur der Interarc. III/IV noch fortbestehen, während die anderen zu sehnenartigen Strängen reduziert sind, wie solches im allgemeinen bei den Acanthopterygiern der Fall ist. Der genannte Muskel entspringt am Ceratobranch. arc. IV und bedeckt den Obliq. arc. III an der Ventralseite. Mehr nach vorn spaltet er sich; der laterale Teil (*l*) inseriert sich unmittelbar an die Spitze der Apophyse des Hypobr. III; der mediane (*m*) an ein Sehnenband, das von dem bezeichneten Fortsatz sich nach hinten zieht und in der Mitte sich mit seinem Gegenstück vereinigt, unter Bildung einer einer Halbellipse ähnlichen Figur.

3. Die beiden **Transversi** Arc. IV und V sowie

4. die **Pharyngo-claviculares** ext. und int. weisen keinerlei wichtige Besonderheiten auf.

---

Während die Muskelsysteme an den dorsalen und ventralen Enden der Kiemenbogen mehr im allgemeinen die Stellung der Gadidae unter den Acanthopterygiern wahrscheinlich machen, lassen sich noch drei Muskeln bzw. Muskelgruppen heranziehen, welche ihre engere Verwandtschaft mit den Scleroparei (*Liparis*, *Cyclopterus*) befürworten. Es sind als solche anzuführen:

a) der Adductor mandibulae und namentlich die oberflächliche Portion desselben, $A_1$,

b) der Protractor hyoidei und Intermandibularis,

c) der Adductor hyomandibularis.

### a. Adductor mandibulae.

Der Adductor mandibulae aller Gadidae besteht nicht wie bei der Mehrzahl der höheren Teleostier aus drei, sondern aus vier Portionen. Zwei derselben lassen sich ohne weiteres als den Abteilungen $A_2$ und $A_3$ homolog erkennen; die beiden anderen wurden von Holmquist (1911),

der ihre Zusammengehörigkeit nicht erkannte, als $A_1$ und $A_4$ bezeichnet. Letzterer ist der M. pterygo-maxillaris JOURDAINS.

Daß die beiden letztgenannten Muskelportionen nur die Spaltungs-

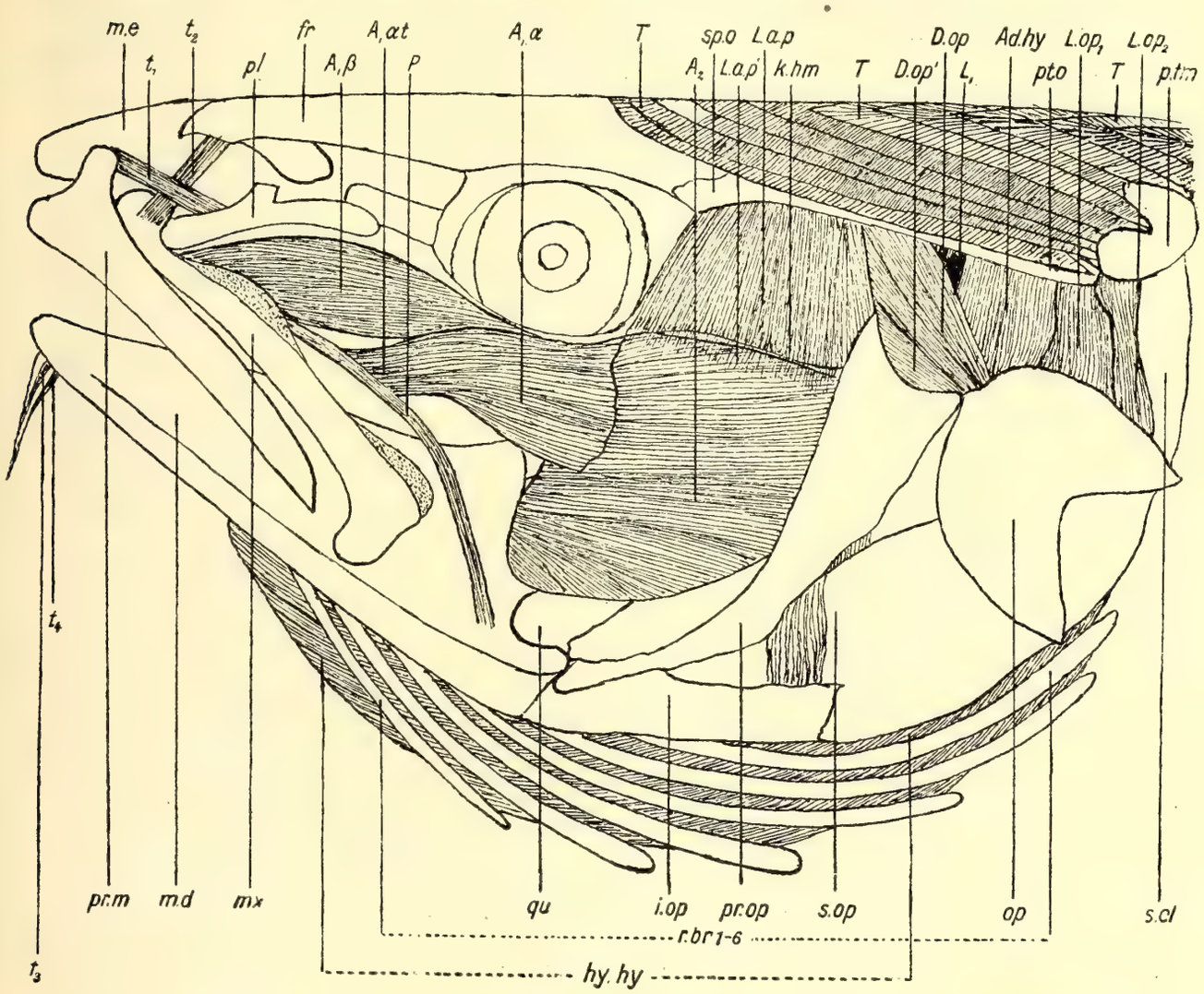



**Fig. 7.** *Gadus morrhua.* **Oberflächliche Kopfmuskulatur. Haut und Infraorbitalia sind entfernt. — Knochen (weiß):** *m.e.* Mesethmoid; *pl.* Palatinum; *fr.* Frontale; *sp.o.* Sphenoticum; *k.hm.* Kamm auf dem Hyomandibulare; *pt.o.* Pteroticum; *p.tm.* Posttemporale; *pr.m.* Prämaxillare; *m.d.* Mandibula; *mx.* Maxillare; *qu.* Quadratum; *i.op.* Interoperculare; *pr.op.* Präoperculare; *s.op.* Suboperculare; *op.* Operculare; *s.cl.* Supraclaviculare; $r.br._{1-6}$. Radii branchiostegales. — Muskeln und Bänder: $A_1\alpha$, $A_1\beta$, $A_2$ Adductor mandibulae; $A_1\alpha t$. Sehne von $A_1\alpha$ inseriert an *p*, Ligamentum mandibulomaxillare posterius; *L.a.p.*, *L.a.p'*. Levator arcus palatini; *D.op.*, $D.op_1$. Dilatator operculi; $L_1$. Levator des ersten Kiemenbogens; *Ad.hy.* Adductor hyomandibularis; $L.op._1$ Adductor operculi; $L.op._2$ Levator operculi; $t_1$, $t_2$ sich überkreuzende Sehnen; $t_3$, $t_4$ degenerierte Muskelbündel am Tentakel; *hy.hy.* Hyohyoideus.

teile eines ursprünglich einheitlichen, gänzlich an der Oberfläche liegenden $A_1$ sind, habe ich in meiner schon öfters erwähnten Hauptarbeit ausführlich dargetan (DIETZ 1912, p. 119—122).

Die bei *Cottus* noch vollkommen einheitliche Muskelplatte (DIETZ 1914, p. 135, Fig. 21) ist bei *Liparis* und *Cyclopterus* (a. a. O. p. 136—137)

unvollständig in zwei Teile gespalten, welche sich als $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ bezeichnen lassen. $A_1\alpha$ behält seine oberflächliche Lage bei, ebenso seine Beziehungen zum Maxillare und Mandibulare: erstere bei *Cyclopterus* schon direkt, bei *Liparis* mittels der zweiten Portion, obgleich sich eine deutliche Tendenz bemerkbar macht, sich einer eigenen Insertionsstelle am Maxillare zu bemächtigen (vgl. Fig. 11 *A* und *B*). Wie leicht und ungezwungen sich aus diesen Verhältnissen die den Gadiden zukommenden ableiten lassen, erhellt aus den Umrißfiguren auf S. 449. Man braucht sich nur vorzustellen, wie der bei *Liparis* öfters nur noch geringfügige Zusammenhang der beiden Teile endgültig gelöst wurde; $A_1\beta$ stimmt alsdann in allen Einzelheiten mit dem gleichnamigen Muskel von *Gadus* überein, nur daß bei letzterem die Trennung noch vollständiger wurde, indem $A_2$ zwischen beiden emporwuchs. An der oberflächlichen Portion vollzogen sich etwas größere Veränderungen: infolge einer Reduktion der hinteren Teile wurde der Ursprung (wenigstens des Muskelbauches; eine häutige Verbindung bleibt fortbestehen) am Präopercu-

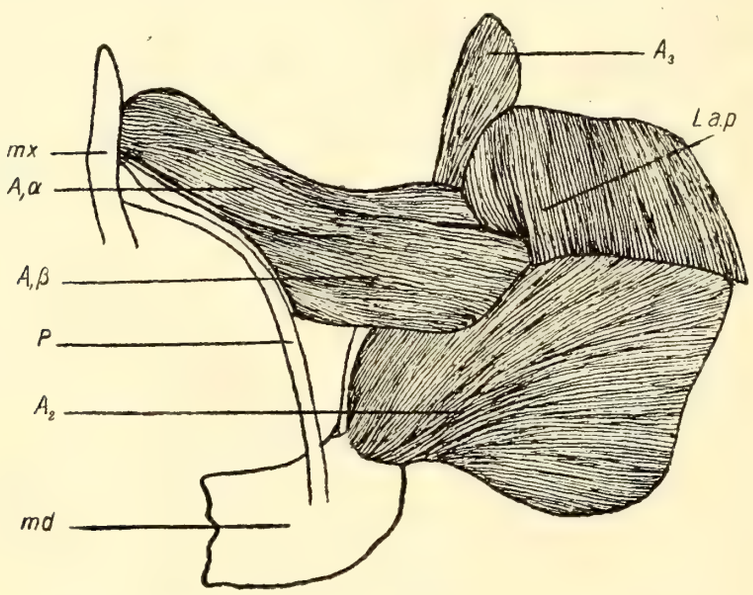



**Fig. 8.** *Raniceps raninus.* Adductor mandibulae und Umgebung. Bezeichnungen wie in Fig. 7.

lum aufgehoben, und die ganze Muskelplatte kam suboculär zu liegen (Fig. 11 *E*).

2. Der gleiche Reduktionsprozeß führt zu einer Aufhebung der direkten Verbindung mit Mandibulare und Maxillare, und die Insertion findet nunmehr am Ligamentum mandibulo-maxillare posterius (Fig. 7) statt.

Die letzten Spuren einer engen Verbindung der beiden Teile $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ lassen sich bei *Gadus* trotz ihrer jetzigen räumlichen Trennung leicht nachweisen. Sie werden beide von einem einzigen Ast des Ramus mandibularis trigemini innerviert, welcher $A_1\beta$ durchbohrt, um an der Innenseite an $A_1\alpha$ heranzutreten. Holmquist (1911, p. 9) berichtet, daß die hintere obere Ecke der ersten Portion (meine $A_1\alpha$) zuweilen von der vierten Portion (meiner $A_1\beta$) ein winziges Bündel bekommt, das wie eine Brücke die zweite

Portion ($A_2$) überquert. Außerdem fand ich an einem einzigen Exemplar von *Gadus aeglefinus* auf der einen Körperseite die Abweichung, daß $A_2$ nicht wie sonst zwischen den beiden Portionen emporgewachsen war, sondern sich mehr laterad entwickelt und $A_1\alpha$ in rostraler Richtung zusammengepreßt hatte. Letzterer lag also $A_1\beta$ unmittelbar an; er ging nach hinten in eine Sehnenplatte über, die nahe am Ursprung von $A_1\beta$ eng mit demselben zusammenhing.

Endlich läßt der von Holmquist (1911, Taf. 1, Fig. 1) sorgfältig abgebildete Verlauf der Fasern, welche sich mit dem Sehnenband (Fig. 7, 8) verbinden (Holmquist a. a. O. $A_1t$), ebenfalls auf eine ursprünglich freie Verbindung derselben mit dem Maxillare sowie mit dem Mandibulare schließen. Weil jedoch von letzterer Verbindung nur noch kaum wahrnehmbare Spuren übrig sind, ist wohl anzunehmen, daß der direkte Zusammenhang mit dem Maxillare am längsten bestehen blieb.

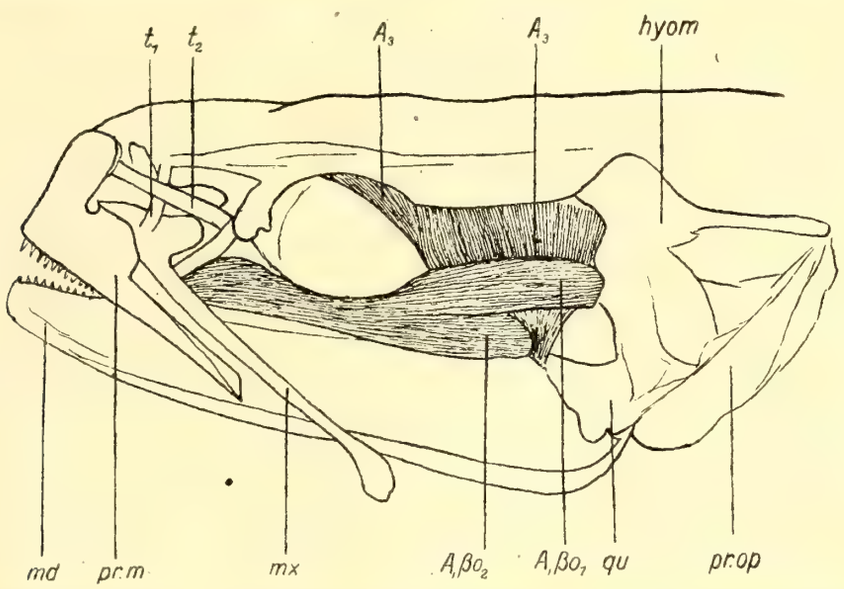



**Fig. 9.** ***Motella communis.*** **Oberflächliche Muskelschicht mit Ausnahme von $A_1\beta$ entfernt, nebst den meisten Opercularknochen. Bezeichnungen wie in Fig. 7.**

Sehr wichtig ist weiter noch in dieser Beziehung der Tatbestand bei *Raniceps raninus*, der auch in dieser Hinsicht den Übergang zwischen Gadidae und Cyclopteridae vermittelt, und noch kaum über *Cyclopterus* hinausgekommen ist. $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ hängen nämlich noch eine sehr große Strecke in ihrer Mitte zusammen; übrigens verhält sich $A_1\alpha$ jedoch wie derjenige eines echten Gadiden, indem er sich nur ans Maxillare inseriert, ebenso die Reduktion der hinteren Partien schon eingetreten ist: er entspringt an der Außenseite von $A_2$, ein Teil seiner Fasern zwängt sich zwischen das Vorderende des Levat. arc. palatini und $A_2$ hinein (Fig. 8; 11 *D*).

Von den übrigen untersuchten Gattungen verhalten sich *Molva* (Dietz 1912, p. 50) und *Phycis* in den Hauptsachen wie *Gadus*. Wich-

tigere Abweichungen, jedoch sekundärer Art, fanden sich bei *Motella* und *Merluccius*. Bei *Motella* ist $A_1\alpha$ wie bei *Gadus* gebildet und weicht nur in Nebensachen davon ab; bei $A_1\beta$ ist jedoch eine wichtige Änderung eingetreten. Diese sehr kräftig entwickelte Muskelabteilung hat sich in ihren caudalen Teilen — welche im Gegensatz zu *Gadus* gänzlich muskulös sind — in zwei Portionen gespalten. Die eine (Fig. 9 $A_1\beta o_1$) hält noch die ursprünglichen Verhältnisse inne: sie zieht sich zwischen $A_2$ und $A_3$ nach hinten bis zu ihrer Ursprungsstelle an der Hyomandibularplatte; der tiefere und größere Teil jedoch (Fig. 9, $A_1\beta o_2$) und der mehr rostrad liegende Knochen des Palatinbogens entspringt am Vorderrande des Quadratums; der caudale Teil seiner Insertion kommt also medial von $A_3$ zu liegen. Ungefähr in der Mitte verschmelzen die beiden Abteilungen miteinander zu einem typischen Muskelbauch, der sich mit kurzem breitem Ansatz ans Maxillare inseriert, wie das in ganz gleicher Gestalt auch bei *Gadus* vorkommt.

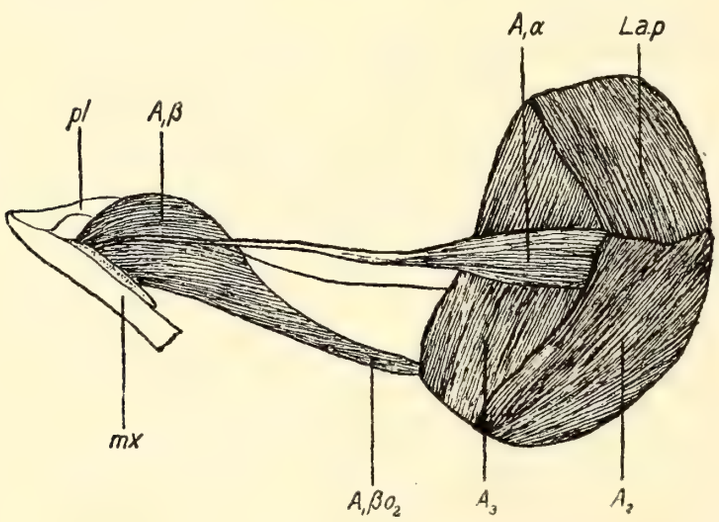



**Fig. 10.** *Merluccius vulgaris.* **Adductor mandibulae und Umgebung. Die Proportionen sind etwas verzeichnet und der Muskel $A^1\alpha$ ist zu lang geraten. Bezeichnungen wie in Fig. 7.**

Von *Motella* ausgehend, lassen sich die Befunde bei *Merluccius* (Fig. 10) ohne Schwierigkeit deuten. $A_1\alpha$ ist hier eine schmale und dünne Muskellamelle mit sehr langer Sehne, welche in ihrem Ursprung und ihrer Insertion nicht wesentlich von *Gadus* abweicht. Von $A_2\beta$ sind jedoch die hinteren und oberflächlichen Teile, welche bei *Motella* noch die mehr ursprünglichen Verhältnisse bewahrten, vollständig eingegangen, und es bleibt somit nur noch die tiefer liegende Portion übrig. Der Muskel hat also seine Ursprungsstelle gewechselt: seine Fasern entspringen dem Rande des Palatinbogens entlang (Quadratum, Ectopterygoid, sogar noch am Palatinum), die hinteren ein wenig unter $A_3$; der eigentliche Muskelbauch liegt sub-, seine Hauptmasse präorbital; die Ähnlichkeit mit *Gadus* ist jedoch beibehalten.

Es lassen sich die beschriebenen Bildungen übersichtlich in einer Reihe anordnen (Fig. 11 *A*—*G*). An die Spitze derselben haben wir zu stellen:

*Liparis* (*A* und *B*). $A_1\alpha$ in voller Ausdehnung erhalten, direkt vom Präoperculum entspringend. Spaltung unvollständig; $A_1\alpha$ ohne eigene Insertion am Maxillare.

*Cyclopterus* (*C*). Wie *Liparis*, Zusammenhang in größerer Aus-

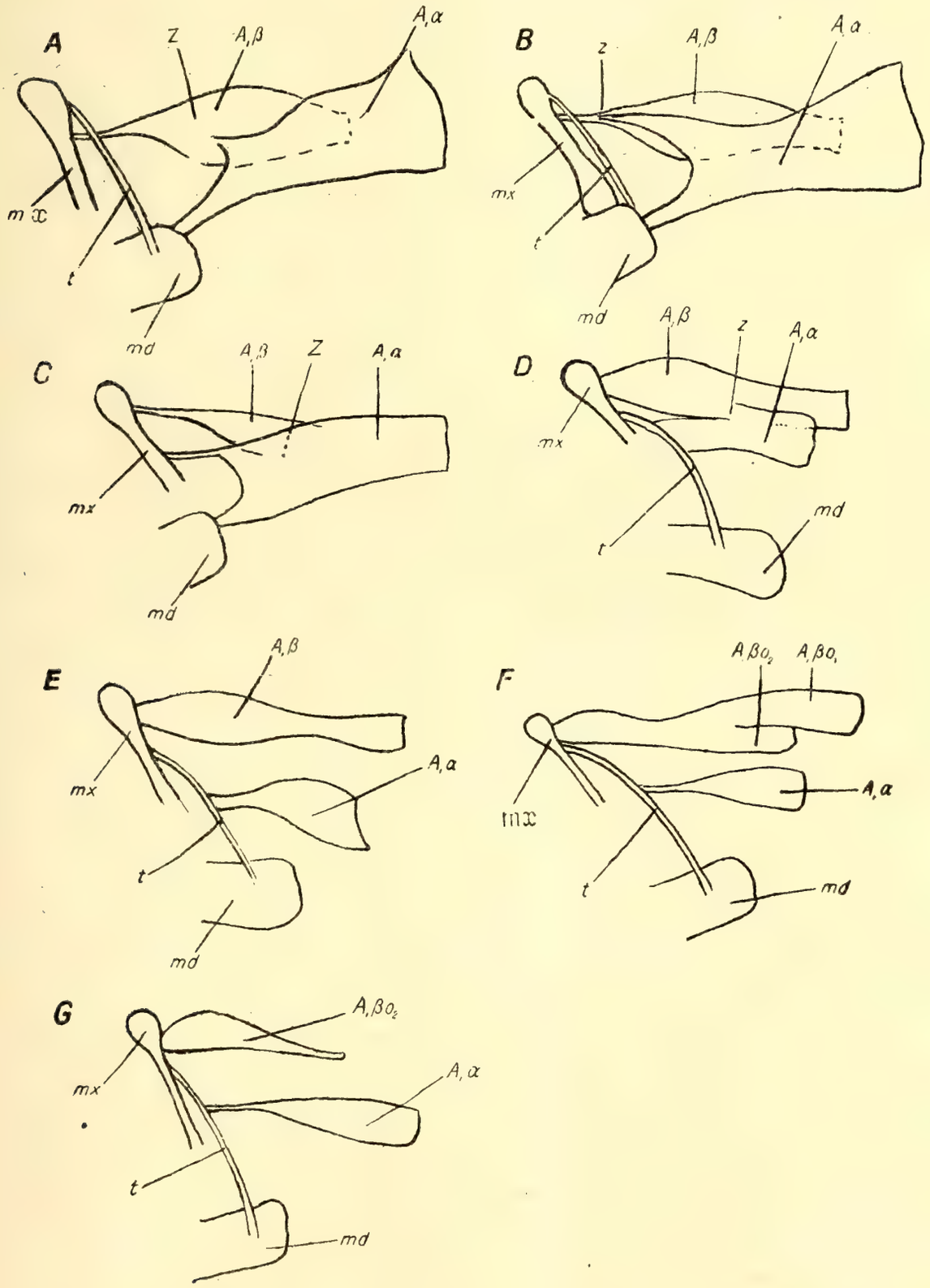



Fig. 11. Adductor mandibulae $A_1$. *A* und *B* zwei Exemplare von *Liparis vulgaris*; *C Cyclopterus lumpus; D Raniceps raninus; E Gadus morrhua; F Motella communis*; *G Merluccius vulgaris*. *mx*. Maxillare; *md*. Mandibula; *t*. Ligament. Näheres im Text.

dehnung erhalten; $A_1\alpha$ hat eine selbständige Insertion am Maxillare bekommen.

*Raniceps* (*D*). Als typische Gadiden-Merkmale sind aufgetreten: a) die Reduktion der hinteren Teile: $A_1\alpha$ steht mit dem Präoperculum nur noch mittels einer häutigen Fascie in Verbindung; b) keine Insertion mehr am Mandibulare. Spaltung noch immer unvollkommen.

*Gadus*, *Phycis*, *Molva* (*E*). Spaltung zwischen $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ vollständig durchgeführt.

*Motella* (*F*). $A_1\alpha$ noch mehr reduziert. $A_1\beta$ in der hinteren Hälfte gespalten; die tieferen Fasern entspringen nunmehr am Palatinbogen ($A_1\beta_2$).

*Merluccius* (*G*). Wie *Motella*, jedoch der laterale Teil $A_1\beta_1$ verschwunden; es bleibt nur noch $A_1\beta_2$ übrig.

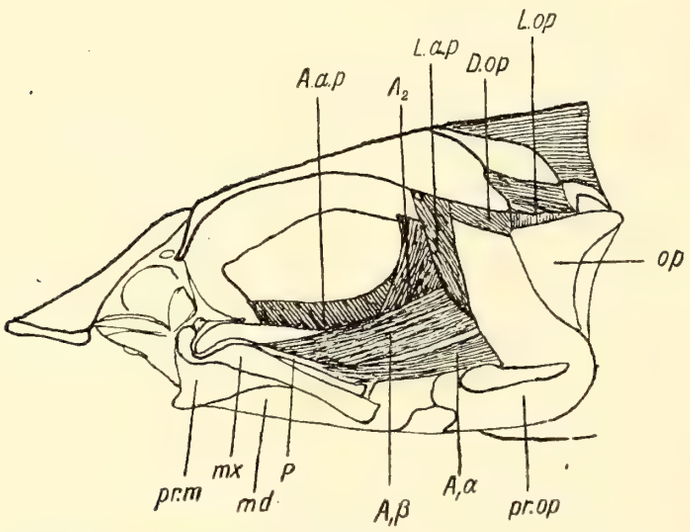



Fig. 12. *Macrourus coelorhynchus*. Wie Fig. 7.

Die hier befürwortete Auffassung ist etwas verschieden von der in meiner Doktordissertation (1912, p. 120) gegebenen Vorstellung, wie solche dort in der Fig. 23 bildlich ausgedrückt wurde. Weil ich damals *Raniceps raninus* noch nicht untersucht hatte, war ich der Meinung, die vollständige Spaltung wäre der Reduktion der Abteilung $A_1\alpha$ und dem Aufgeben der Insertion derselben am Unterkiefer vorangegangen (a. a. O. Fig. 23 *D*, hypothetische Figur). Der Befund bei *Raniceps* füllt jedoch die Kluft zwischen *Cyclopterus* und den Gadiden in sehr befriedigender Weise aus.

Bei *Macrourus coelorhynchus* ist $A_1$ ebenso in zwei Teile zerfallen. $A_1\alpha$ ist eine schlanke Muskellamelle (Fig. 12), die ziemlich weit vom unteren Augenrande entfernt parallel der Längsachse des Kopfes verläuft. Sie entspringt noch direkt am Präoperculum, an der Stelle, wo der vertikal gerichtete Teil des Vorderrandes in den horizontalen übergeht, und inseriert sich mit einer dünnen Sehne ans Maxillare. Ziemlich weit von der Insertion entfernt wird ein kurzes sehniges Band abgezweigt, das sich zur Außenseite der Mandibula begibt. Es ist dies offenbar der Hinterteil des Ligamentum mandibulo-maxillare posterius.

$A_1\beta$ (Fig. 12) liegt fast ganz oberflächlich, nur in der Nähe seines

Ursprungs wird er ein wenig vom Levator arc. palatini überdeckt. Er entspringt am Hyomandibulare, am vorderen Rande eines Kammes, dessen Fortsetzung vom Kamme des Präoperculums gebildet wird. Der plattenförmige Muskel liegt in seiner ganzen Länge der Abteilung $A_1\alpha$ sehr nahe an, es besteht jedoch gar kein Zusammenhang zwischen den beiden. Wie bei *Gadus* bleibt er bis in die unmittelbare Nähe seiner Insertion (am Maxillare median von $A_1\alpha$) muskulös.

---

Während bei den Cyclopteridae, wie bei der Mehrzahl der Acanthopterygier überhaupt, $A_1$ und $A_3$, die beiden tiefer liegenden Teile des

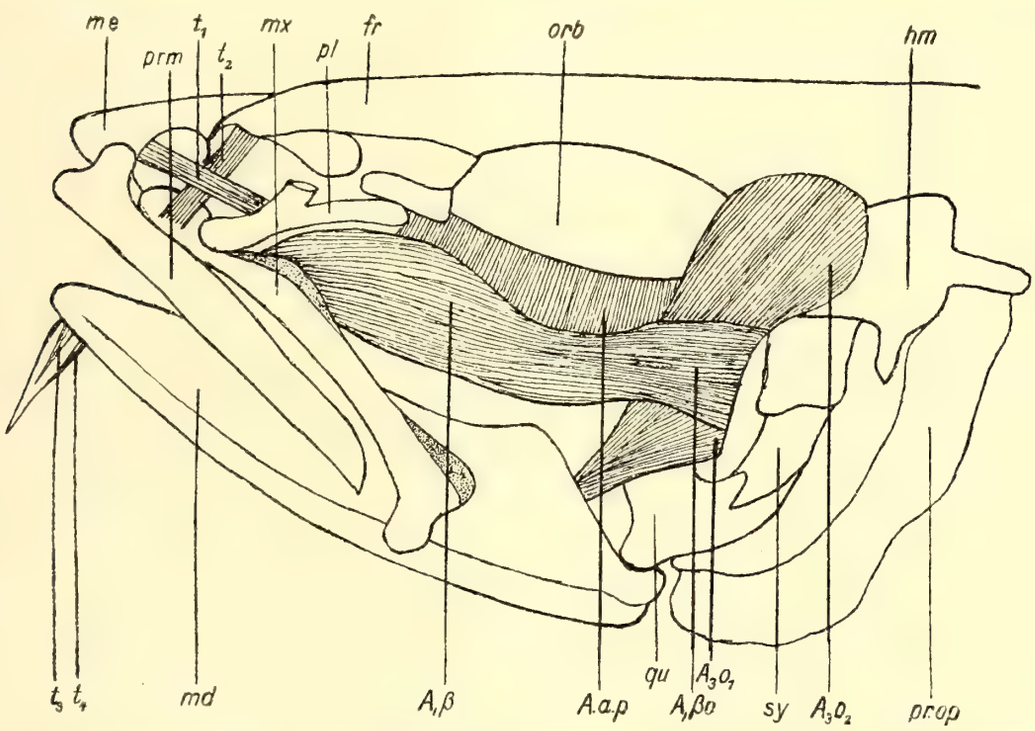



Fig. 13. *Gadus morrhua.* Oberflächliche Muskelschicht und Kiemendeckelknochen mit Ausnahme von $A_1\beta$ und Präoperculare entfernt. Bezeichnungen wie in der Fig. 7. Außerdem: *sy* Symplecticum; *hm* Hyomandibulare; *A.a.p* Adductor arcus palatini.

Add. mandibulae, noch zusammenhängen, ist bei den Gadiden eine fast vollständige Trennung derselben durchgeführt. Nur in der gemeinschaftlichen Sehne, womit sich dieselben an die Mandibula inserieren, wird der Zusammenhang noch bewahrt; die Muskelbäuche sind ohne jegliche Verbindung und werden in ihren hinteren Partien durch den Proximalteil von $A^1\beta$ voneinander getrennt (Fig. 13). Als Ausgangspunkt einer näheren Beschreibung nehmen wir die Gattung *Gadus*, wo die Verhältnisse am einfachsten und übersichtlichsten sind, sozusagen ein klassisches Beispiel einer Gadiden-Gattung darbieten. $A_2$ liegt direkt unter der Haut, nur kleine Teile sind von $A_1\alpha$ und von den Enden der superfiziellen Fasern des

Levat. arcus palatini (Fig. 7 *L.a.p.*) bedeckt. Er entspringt[1]) wie gewöhnlich am Quadratum, Symplecticum, Präoperculum, Hyomandibulare, namentlich an der Ventralseite des horizontalen starken Kammes auf demselben (Fig. 7 *k.h.m.*). Ein kleiner Teil seiner tiefer liegenden Fasern, welche zusammen eine dünne Platte bilden, streben weiter dorsocaudad empor, schieben sich zwischen die beiden ventralen Fortsätze des Hyomandibulare hindurch und befestigen sich am unteren Rande des langen, caudad sich erstreckenden Opercularfortsatzes desselben.

$A_3$ (Fig. 13) ist weit größer als sonst und hat sich über ganz neue Gebiete ausgedehnt. Der die primitiven Verhältnisse innehaltende (also am Metapterygium entspringende) Teil ($A_1\beta o_1$) ist ziemlich schwach; die größere Portion wird gebildet von einer hoch empor geschobenen Muskelmasse (Fig. 13 $A_3 o_2$) mit gänzlich neuer Lage und neuem Faserverlauf. Er entspringt längs dem Rostralrande des Hyomandibulare, bis wo derselbe an den Schädel anstößt, und sogar noch an der Ventralfläche des Sphenoticums. Seine Fasern verlaufen fast genau dorsoventrad.

---

Wie bei *Gadus* verhalten sich $A_2$ und $A_3$ auch bei *Molva* (Dietz 1912, p. 50), *Phycis* und *Raniceps*. Bei *Molva* hat sich der Cranialteil von $A_3$ etwas weiter auf der Unterfläche des Schädels ausgedehnt.

Bei *Raniceps* ebenso, wo derselbe sogar gleich hinter der Orbita teilweise an der Körperoberfläche sichtbar wird (Fig. 8 $A_3$). An $A_2$ ist eine sehr interessante Abweichung zu konstatieren, welche uns über das Entstehen der oben beschriebenen Muskellamelle des caudalen Hyomandibularfortsatzes belehrt. Dieselbe ist nur noch in der Anlage vorhanden. Von den zwei ventralen Fortsätzen des Hyomandibulare ist der hintere bei *Raniceps* noch nicht frei vom Processus opercularis, sondern erscheint in der Gestalt einer erhabenen Leiste auf dessen Außenseite, welche sich an seinem Ende (etwa in der Mitte des Proc. operc.) hakenförmig umbiegt. Dieser hakenförmige Fortsatz schließt sich einer auf dem Präoperculum verlaufenden Leiste an. Der betreffende Muskelzug jedoch, noch kaum von der Hauptmasse gesondert, entspringt von der Unterseite dieses Hakenfortsatzes. Es ist also leicht einzusehen, wie bei einer weitergehenden Emanzipation dieses Fortsatzes vom Proc. opercularis die Muskelfasern auf letzteren übergingen, und der eigentümliche Verlauf derselben zwischen den beiden Präoperculärfortsätzen des Hyomandibulare entstand.

[1]) Sehr genaue Angaben über die Ursprungsfelder der verschiedenen Abteilungen des Add. mandibulae gibt Holmquist (1914, p. 10—15).

Bei *Motella* und *Merluccius* haben sekundäre Komplikationen stattgefunden. Bei erstgenannter Gattung ist $A_2$ ein außerordentlich starker Muskel, der sich dorsad und caudad ausgedehnt hat und in dicker Schicht den Dilatator operculi, den Levator arcus palatini sowie das Präoperculum überdeckt. Dementsprechend hat er neue Ursprungsfelder aufgesucht, und ist der seitliche Cranialrand bis dicht hinter der Orbita mit in sein Gebiet aufgenommen. Eine analoge Tendenz ist bei $A_3$ wahrzunehmen (Fig. 9). Der primitive Teil kommt noch kaum in Betracht; der Cranialteil erstreckt sich in enormer Ausdehnung über die untere Fläche des Craniums, von der Gelenkfläche für das Hyomandibulare rostrad bis zur Orbita, und längs der Medialseite des Augapfels, fast bis zum Processus praeorbitalis.

Bei *Merluccius* (Fig. 10) sind $A_2$ und $A_3$ nicht so scharf getrennt wie sonst in der Regel bei den Gadidae. Offenbar ist dies nichts Primitives, sondern hat sich als sekundäre Erscheinung ausgebildet infolge des Schwundes der trennenden Caudalhälfte $a$ von $A_1\beta$. $A_2$ ist nur schwach; $A_3$ hingegen ist ein starker Muskel: der Ursprung reicht rostrad bis auf einen großen Teil des Frontale hinüber. Infolge der schwachen Entwicklung von $A_2$ und $A_1\alpha$ wird $A_3$ hinter der Orbita in großer Ausdehnung an der Körperoberfläche sichtbar, nur von dem schmalen Muskelband $A_1\alpha$ quer überbrückt. Ein Minimalteil des hinteren Endes von $A_1\beta$ liegt noch gerade medial von $A_3$, bekundet also noch seine Übereinstimmung mit $A_1\beta_1$ von *Motella*.

### b. Protractor hyoidei und Intermandibularis.

In Abweichung von der übergroßen Mehrzahl der Acanthopterygier (sowie der Teleostier überhaupt) ist das Rostralende des Protractor hyoidei bei den Gadiden nicht horizontal gespalten. Derselbe stellt jederseits einen cylindrischen Muskel vor (Dietz 1912, p. 40, 147), welcher am Ceratohyale entspringt und in der Nähe der vorderen Radien und parallel dem Innenrande der Mandibula rostrad verläuft. Zwei Inscriptiones tendineae (Fig. 11 $i_1 i_2$) teilen den Muskelbauch in drei Teile, gleich hinter der rostralen Inskription hängen die beiderseitigen Muskelbäuche auf eine kurze Strecke zusammen; vor der Insertion an der Mandibula ziehen sich dieselben, welche sonst in ihrem ganzen Verlauf etwa die gleiche Dicke beibehalten, plötzlich zusammen. Das Merkwürdige ist aber, daß diese Insertion nur an der Ventralseite des M. intermandibularis stattfindet; die sonst fast überall vorkommende dorsale Insertion fehlt vollständig (Näheres hierüber, vergleichend-anatomisch betrachtet, bei Dietz 1912, p. 144—148). Das gleiche Merkmal findet sich auch bei *Cyclopterus* und

*Liparis* (Dietz 1914, p. 139), welche in dieser Hinsicht gänzlich vereinzelt unter den Scleroparei dastehen.

Eine gleichartige Übereinstimmung weist auch der Intermandibularis auf. Derselbe ist bei allen Gadiden ein kleiner, offenbar funktionsschwacher, spindelförmiger Muskel, welcher ganz vorn im Winkel zwischen den Mandibularästen liegt. Also auch hier eine vollkommene Übereinstimmung mit den beiden Scleropareiden-Gattungen (Dietz 1914, p. 139). *Macrourus* stimmt betreffs der Bildung des Protractor hyoidei mit den Gadidae überein, der Intermandibularis hat jedoch die übliche Gestalt einer dreieckigen flachen Muskelplatte.

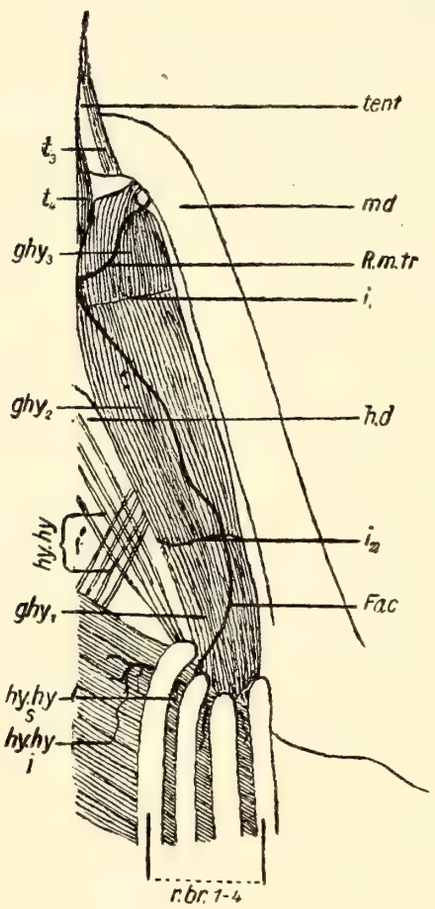



Fig. 14. *Gadus morrhua*. Ventralseite des Kopfes, nach Abhebung der Haut. Linke Körperseite. — Knochen: *md.* Mandibula; *r.br.* Radii branchiostegales. — Nerven: *R.m.tr.* Ramus mandibularis trigemini; *Fac.* Ramus hyoideus facialis. — Muskeln: *h.hy.*$^{1-3}$ die drei Teile des Protractor hyoidei ($i_1$, $i_2$ die beiden Inskriptionen); *hy.hy.s.*, *hy.hy.i.* Hyo-hyoideus superior und inferior; *hy.hy'.* sich überkreuzende, sehnige Fasern des letzteren; $t_3$, $t_4$ Tentacularmüskelchen; *tent.* Kinnbartel.

**Hyohoideus inferior.** Beide Haupttypen (Dietz 1912, p. 152; 1914 passim): derjenige mit gekreuztem Verlauf der beiderseitigen Muskeln und der aus jenem abzuleitende mit rostromedialem oder vollständig querem Faserverlauf kommen vor. Meinen in dieser Hinsicht etwas unvollständigen Aufzeichnungen entnehme ich nur, daß der erstere Typus *Molva* (Dietz 1912, p. 51) *Merluccius* und *Macrourus* zukommt, die zweite Bildung der Gattung *Gadus* (Fig. 14 *hy.hyi.*); jedoch sind namentlich bei größeren Exemplaren die Spuren einer früheren Überkreuzung deutlich vorhanden (Fig. 14 *hy.hy'*).

Kleine, kaum noch funktionsfähige Muskelelemente enthaltende Faserbündel liegen den Kinnbärteln der verschiedenen Arten der Gadidae an (Fig. 14 $t_3.t_4$).

### c. Hyomandibular- und Opercularmuskeln.

Der Adductor hyomandibularis der Gadidae unterscheidet sich von demjenigen der übergroßen Mehrzahl der Teleostier durch folgende Merkmale (Fig. 7 *Ad.hy.*):

1. Sein Ursprung ist von der Schädelbasis laterad vorgerückt bis zum äußersten Rande des Processus pterygoideus.

2. Der Muskel stellt eine vollkommen senkrechte, der Medianebene des Körpers parallele Platte dar mit dorsoventralem Verlauf seiner Fasern. Hinter dem Dilatator operculi wird er an der Körperoberfläche sichtbar.

3. Insertion nicht wie sonst an der Innenfläche des Hyomandibularknochens, sondern an einem langen, caudalen Fortsatz desselben, an dessen Ende sich das Operculare anschließt, das also als Processus opercularis zu bezeichnen ist.

Diese in drei Punkten abweichenden Verhältnisse finden sich in ganz gleicher Bildung auch bei *Liparis* (Dietz 1912 und 1914). Bei *Cyclopterus* sind dieselben sozusagen in Vorbereitung begriffen. Dessen Add. hyomandibularis nimmt eine Mittelstellung ein: die Fasern an seiner Innenseite laufen noch ziemlich schräg mediolaterad, die äußeren fast senkrecht. In seiner Insertion weicht er nicht von der gewöhnlichen Bildung ab, da der langgestreckte Processus opercularis fehlt.

**Adductor operculi.** In meiner 1912 geschriebenen Arbeit (p. 39) gab ich an, daß den Gadiden ein Adductor operculi fehle, obgleich mir der plötzliche spurlose Schwund dieses Muskels schon damals sehr sonderbar vorkam. Seitdem haben sich meine Auffassungen geändert. Ich glaube jetzt die damals als ersten Levator operculi (Fig. 7 $L.op_1$) aufgefaßte Muskelplatte als Adductor operculi deuten zu müssen, bei welchem sich jedoch eine analoge Stellungsänderung wie beim vorherbeschriebenen Muskel vollzogen hat. Aus einem der Innenseite des Add. hyomand. anliegenden Muskel mit schrägem, dorsocaudalem Faserverlauf, wie er als solcher durchgehends und auch noch bei *Liparis* vorkommt, hat er sich dem M. adductor hyomand. parallel und hinter demselben in der Nähe der Körperoberfläche aufgestellt. Eine Mittelstellung nehmen die beiden Muskeln bei *Raniceps raninus* ein, wo sie wegen der breiten flachgedrückten Form des Kopfes außerdem eine horizontale statt einer sagittalen Stellung einnehmen.

Die Eigentümlichkeiten, namentlich des Add. hyomandibularis, stehen augenscheinlich in Beziehung zum mehrmals hervorgehobenen, allen Gadiden, *Macrourus* und *Liparis* gemeinsamen, schlanken Opercularprocessus des Hyomandibulare (Fig. 13 *hm*; Fig. 9 *hyom.*).

## Zusammenfassung.

1. Der Verlauf des Nerv. olfactorius der Gadidae, welcher innerhalb einer Höhlung im Septum interorbitale eingeschlossen, ohne in die Orbita

einzutreten, sich zur Nasenkapsel hinzieht, kommt auch bei den beiden Cyclopteriden-Gattungen *Cyclopterus* und *Liparis* vor. Es läßt sich eine allmähliche Verschiebung der Lobi olfactorii nachweisen, wobei dieselben, zuerst in der unmittelbaren Nähe der Corpora striata liegend, zuletzt sich den Nasenkapseln direkt anschließen. Der ganze Prozeß ist auf eine allmähliche Streckung des Kopfes, nach vorangegangener starker Verkürzung desselben, zurückzuführen.

2. Das Schwanzskelet der Gadidae unterscheidet sich in keinem wesentlichen Merkmal von demjenigen der Acanthopterygier; die anscheinende Symmetrie desselben ist eine sekundäre, schon bei *Cottus*, *Cyclopterus*, *Liparis* vorbereitete Erscheinung.

3. Das Muskelsystem an den dorsalen und ventralen Enden der Kiemenbogen ist vom acanthopterygoiden Typus, sogar in sehr hoher Ausbildung.

4. Im zusammengesetzten Bau des Adductor mandibulae schließen sich die Gadidae unmittelbar an *Cyclopterus* und *Liparis* an. Die am meisten hervortretenden Züge desselben sind die Spaltung von $A_1$ in $A_1\alpha$ und $A_1\beta$, die scharfe Trennung von $A_2$ und $A_3$, sowie die Ausdehnung des Ursprungs des letzteren auf die Unterfläche des Craniums.

5. Auch in der Bildung des Protractor hyoidei sowie des M. intermandibularis zeigen die Gadidae Eigentümlichkeiten, welche sich nur bei *Cyclopterus* und *Liparis* in der gleichen Art nachweisen lassen.

6. Das gleiche gilt (*Liparis*) für den Adductor hyomandibularis, sowie für das Hyomandibulare.

7. *Raniceps* bietet in manchem der obengenannten Punkte sehr schöne Übergänge dar; manchmal sind die Gadiden-Merkmale weniger ausgeprägt als bei *Liparis*.

8. Die Gadidae und wahrscheinlich die Anacanthini im Sinne Boulengers überhaupt bilden eine durch mehrere Merkmale sehr gut charakterisierte Gruppe, welche jedoch echte Acanthopterygier sind. Sie sind unter dem Namen Gadiformes unter die Acanthopterygier aufzunehmen, zwar als eine »Reihe« für sich, jedoch im engsten Anschluß an die Scleropareidae, am besten gleich hinter diesen. Die Cyclopteridae einerseits, die Gattung *Raniceps* anderseits vermitteln die Übergänge.

Haag, am 9. August 1916.

# Literatur.

1828. Cuvier, G., Le Règne animal. Vol. 8. Paris.
1849. Stannius, H., Das periphere Nervensystem der Fische. Rostock.
1880. Günther, A., An Introduction to the Study of Fishes. London.
1901. Thilo, O., Die Vorfahren der Schollen. Bull. Acad. Sc. Pétersbourg (5) Vol. 14, p. 315—350.
1901—1913. Bronn, H. G., Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 6. Bd. 1. Abt. Pisces. Leipzig.
1902. Boulenger, G. A., Notes on the Classification of Teleostei. Note IV. On the systematic position of the Pleuronectidae. Ann. Mag. Nat. Hist. (7) Vol. 10 p. 296.
1903 Regan, C. Tate, On the systematic Position and Classification of the Gadoid and Anacanthine Fishes. Ebenda Vol. 11.
1904a. Boulenger, G. A., Synopsis of the Suborders and Families of Teleostean Fishes. Ebenda Vol. 13.
b. Boulenger, G. A., Systematic account of Teleostei. S. 541—727 des siebenten Bandes der »Cambridge Natural History«.
1909. Goodrich, E. S., Cyclostomes and Fishes. A Treatise on Zoology. (Ray Lankester Series). Part. 9.
1911. Holmquist, O., Studien in der von den Nn. trigeminus und facialis innervierten Muskulatur der Knochenfische. I und II. Lunds Universitets Årsskrift N. F. Afd. 2., Bd. 7, Nr. 7.
1912. Dietz, P. A., Vergelijkende Anatomie van de Kaak- en Kieuwboogspieren der Teleostei. Diss. Leiden.
1913. Holmquist, O., Über die Zwischensehnen oder Myocommata in dem Musculus protractor hyoidei der Knochenfische. Lunds Universitets Årsskrift N. F. Afd. 2, Bd. 10, Nr. 7.
1914. Dietz, P. A., Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier I. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln der Acanthopterygier. Mitt. Z. Stat. Neapel. 22. Bd, Nr. 4.

# Das Skelet von Squilla mantis.

Von

Prof. **Wilhelm Giesbrecht.**

Mit Tafel 15—20.

Als Wilhelm Giesbrecht im April 1913 so unerwartet früh der Wissenschaft, der Zoologischen Station und seinen Freunden entrissen wurde, war er mitten in der Arbeit für die Fortsetzung seiner großen Monographie der Stomatopoden, deren 1. Teil (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 33. Monographie) 1910 erschienen ist. Der 2. Teil sollte die Anatomie von *Squilla mantis* enthalten. Die Vorarbeiten hierzu waren weit vorgeschritten. Bis zur Druckfertigkeit war aber nur das erste, das Skelett behandelnde Kapitel gediehen. Vom Kapitel Muskulatur fanden sich zahlreiche Abbildungen, sowie eine vorläufige Niederschrift des Abschnittes »Muskulatur des Körperstammes«. Für die übrigen Organsysteme lagen nur Pläne, Notizen und Versuchsprotokolle vor.

Da das druckfertige Material nicht genügte, um den 2. Band der groß angelegten Monographie zu bilden, so entschloß sich die Verwaltung der Zoologischen Station, den Abschnitt Skelett als selbständige Arbeit hier in den Mitteilungen aus der Zoologischen Station zum Abdruck zu bringen, und zwar ohne jede Änderung. Wenn auch angenommen werden mußte, daß der Verfasser selbst bei den hohen Anforderungen, die er an die eigenen Arbeiten stellte, wohl noch mancherlei zu bessern und zu feilen gefunden hätte, so fühlte sich doch die Verwaltung der Zoologischen Station nicht kompetent, von sich aus Änderungen vorzunehmen an dem Werk einer so großen Autorität, wie sie Wilhelm Giesbrecht auf allen Gebieten der Karzinologie war.

Ähnliche Bedenken untersagten es der Verwaltung der Zoologischen Station, an eine Veröffentlichung der nur im ersten Entwurf vorliegenden Abschnitte zu denken. Es soll damit aber nicht der Hoffnung entsagt

werden, daß dieses unfertige Material in der Folge doch noch durch die Hand eines Spezialforschers der Wissenschaft zugänglich gemacht werden wird.

## Inhaltsverzeichnis.

1. Präparation . . . . . 460
2. Histologische Beschaffenheit des Skelets . . . . . 461
3. Allgemeines über die Gelenke . . . . . 462
4. Exoskelett des Stammes und der mit ihm artikulierenden Glieder; Stamm- und Gliedmaßengelenke . . . . . 467
a) Augensegment . . . . . 467
b) Antennulensegment . . . . . 468
c) Mundsegment . . . . . 469
d) Gelenke und Proximalglieder der Mundgliedmaßen . . . . . 474
e) Vorderthorax (4. Segment) . . . . . 475
f) Coxale und Gelenke der Maxillipeden . . . . . 478
g) Thoraxsegment 5 . . . . . 480
h) Thoraxsegment 6—8 und Pleonsegment 1—5 . . . . . 482
i) Pleonsegment 6 und Telson . . . . . 484
k) Gelenke zwischen den freien Rumpfsegmenten . . . . . 485
5. Endoskelett der Stammsegmente und der mit ihnen artikulierenden Glieder 486
6. Exo- und Endoskelet der Gliedmaßen. Gliedgelenke . . . . . 494
7. Bewegliche Cuticularanhänge . . . . . 512
Erklärung der Abkürzungen . . . . . 520
Figurenerklärung . . . . . 520

### 1. Präparation.

Zur Untersuchung des Skelets benutzte ich zunächst Tiere, die lange Zeit, zum Teil Jahre hindurch, in schwachem Alkohol gelegen hatten; manche davon gaben ausgezeichnete Präparate, da sich die Cuticula nicht bloß ohne Mühe von allen Weichteilen befreien, sondern auch ihren Bau nicht weniger klar erkennen ließ, als in den besten Kalilaugepräparaten. Da man derartig mazerierte Tiere aber nicht beliebig zur Verfügung hat, und ihr Skelet nur ausnahmsweise so gut zu isolieren und zu untersuchen ist, so braucht man eine zuverlässigere und schneller wirkende Mazerationsmethode. Ich fand nun, daß die hierfür meistens verwendete Kalilauge in wässeriger Lösung viel weniger brauchbar ist, als in alkoholischer; und es ergab sich nach einigen Versuchen, daß man mit einer gesättigten Lösung von Kali causticum in 90prozentigem Alkohol (es lösen sich nicht ganz 5%) in kürzester Zeit die besten Skelette erhält. Wenn man die Tiere durch ein Loch in der Wand des Telsons ausbluten und sie dann

bei 45° C in einer solchen Lösung etwa 20 Stunden lang mazerieren läßt, so sind alle Weichteile von der Cuticula ab- und fast vollständig aufgelöst, ohne daß die zarteren Teile der Cuticula irgendwelchen Schaden gelitten hätten (nur der Dotter in den gefüllten Eileitern widersteht länger); man braucht das Skelet nur noch mit Wasser auszuspülen. Der Bau des Skelets tritt in Wasser am deutlichsten hervor. Zur Entfernung des Kalkes eignet sich Salzsäure (1—3%), ebenfalls besser in Alkohol gelöst, als in Wasser.

## 2. Histologische Beschaffenheit des Skelets.

Im allgemeinen stellt man sich wohl vor, daß bei den Crustaceen die Wand jedes Segmentes und Gliedes aus einem mehr oder minder starren und harten, aber kontinuierlichen Panzer besteht, und daß nur zwischen den einzelnen Segmenten und Gliedern das Integument eine weiche Haut bildet. Das trifft oft und auch für viele Segmente und Glieder der Stomatopoden zu. Aber eine nicht geringe Zahl von Segmenten und Gliedern der Stomatopoden sind keineswegs von einem einheitlichen Panzer umgeben, sondern haben Wände, die aus mehreren, durch weiche Häute verbundenen Panzerstücken bestehen, und in die weichen Gelenkhäute wiederum können harte Panzerstücke wie Inseln eingelegt sein. Diese Eigentümlichkeit des Skeletbaues ist auf verschiedenartige Ursachen zurückzuführen. Die Verbindung der Panzerstücke der Gliedwände durch mehr oder minder enge Hautstreifen (Nähte) verleiht den Wänden zwei Eigenschaften zugleich: Widerstandsfähigkeit gegen Druck, Muskelzug und Verletzungen sowie Elastizität, die ganz starre oder ganz aus dünnem Chitin gebildete Wände nicht vereinigen würden. In anderen Fällen, wo größere Teile von Gliedwänden häutig sind, scheint eine vollständige Panzerung dadurch überflüssig geworden zu sein, daß benachbarte Glieder ihnen enge anliegen und die Glieder sich gegenseitig schützen. Ferner kann man manche Panzerstücke, die in der Haut zwischen zwei Segmenten oder Gliedern sich finden, als Reste von ursprünglich vollständig vorhandenen Segmenten und Gliedern deuten. Andere in die Gelenkhäute eingelagerte Panzerstücke dürfte indessen ein physiologisches Bedürfnis hervorgerufen haben: sie dienen dazu, die nach dem Bau der Gelenke zunächst vielebenige Beweglichkeit der Glieder auf gewisse Ebenen zu beschränken, oder auch die Faltung der Gelenkhäute bei der Flexion sich in bestimmter Weise vollziehen zu lassen. Endlich gibt es in den Gelenkhäuten kleine Panzerstücke, die den als Sehnen funktionierenden Apodemen als Basis dienen.

### 3. Allgemeines über die Gelenke von Squilla.

An jedem Gelenk lassen sich zwei Gelenkrahmen und die Gelenkhaut unterscheiden; die beiden Rahmen der Gelenke zwischen den Rumpfsegmenten bezeichne ich als vordere und hintere, die der Gelenke der Beinglieder als proximale und distale. In vielen Gelenken bilden die Rahmen geschlossene Panzerringe; in anderen aber sind diese Ringe an einem oder beiden Rahmen häutig unterbrochen; die Gelenkhaut setzt sich in häutige Teile der Gliedwände und durch Vermittlung dieser zuweilen sogar in die Gelenkhaut des folgenden Gelenkes fort. Die Übergänge zwischen vollständig gepanzerten Rahmen, wie sie z. B. die Gelenke zwischen den letzten Rumpfsegmenten oder das Rumpfgelenk des Schwanzbeines (Taf. 20, Fig. 83, 84) besitzen, und so unvollständigen Rahmen, wie man sie an den Rumpfgelenken der Maxillen (Taf. 15, Fig. 7, 8) findet, sind mannigfach.

Man kann die Gelenke einteilen nach der Zahl ihrer Drehungsachsen in ein- und mehrachsige oder nach der Zahl ihrer Angeln in solche mit einer oder mit zwei Angeln oder ohne Angel. Unter Angel ist die Vorrichtung zu verstehen, durch die eine gepanzerte Stelle des einen der beiden Gelenkrahmen mit der angrenzenden Stelle des anderen Rahmens so enge verbunden ist, daß sie bei den Drehungen der artikulierenden Glieder gegeneinander nahezu in Ruhe bleibt, daß also die Drehungsachse durch die Angel geht; das Wesentliche an dieser Vorrichtung ist die Knappheit der Gelenkhaut, die nur eine geringe Verschiebung der beiden Rahmenstellen gegeneinander erlaubt; die Festigkeit der Angel kann aber noch dadurch erhöht werden, daß ein Fortsatz oder Knopf des einen Rahmens in eine Kerbe oder Pfanne des anderen hineinragt. — Durch die Zahl, Lage und Form der Angeln wird der Verkehrsraum auf bestimmte Seiten des Gelenkes beschränkt, durch die Weite der Gelenkhaut die Amplitude der Drehungen bestimmt. Raum und Amplitude aber werden auch eingeschränkt durch Vorsprünge, Höcker und Leisten an den Gelenkrahmen oder in ihrer Nähe, die außerdem die Funktion haben können, die aus dem Bau des Gelenkes sich ergebende Bewegungsrichtung zu sichern.

Die einfachst gebauten Gelenke sind solche ohne Angel (Typus A). Zwischen den beiden zuweilen verdickten Gelenkrahmen ist eine ringsum ungefähr gleich weite Gelenkhaut ausgespannt. Die Gelenkhaut ist schwach konkav oder sie bildet eine ins Innere eingestülpte Falte, so daß das distale Glied sich in das proximale einsenken kann. Diese Gelenke erlauben Drehungen um beliebige Gelenkachsen, und der Drehungswinkel ist in allen Richtungen gleich groß, soweit er nicht in gewissen Richtungen

durch Fortsätze an den Gelenkrahmen oder Gliedwänden beschränkt wird, auch kann das distale Glied öfters sich um seine Längsachse drehen. Wir finden sie zwischen dem Augen- und Antennulensegment (p. 468, Taf. 15, Fig. 2—4), zwischen dem Augensegment und den Augen (p. 468, Taf. 15, Fig. 2—4), zwischen den distalen Gliedern der Antennulen (p. 494), zwischen dem zweiten und allen folgenden Gliedern des Endopodites der Antennen (p. 497), zwischen Mandibel, 1. Maxille und ihren Palpen (p. 499, Taf. 18, Fig. 42), und zwischen den beiden Gliedern der Exopodite und dem Basipodit der Gehbeine (p. 507, Taf. 19, Fig. 73—77).

Es gibt nun weiter Gelenke, die zwar noch im ganzen nach diesem einfachen Typus (A) gebaut sind, deren gleichartige Beweglichkeit nach allen Richtungen aber bereits beschränkt ist, und die dadurch zu vollkommener gebauten Gelenken überführen. Solche Gelenke sind zunächst die zwischen den Rumpfsegmenten vom 5. Thoraxsegment bis zum 5. Abdomensegment (p. 482, Taf. 17, Fig. 19—22). An ihnen ist die Gelenkhaut auf der Dorsal- und Ventralseite viel weiter als auf der lateralen Seite; aber sie ist am Übergang der Dorsal- in die Ventralwand der Segmente noch weit genug, um geringe Beugungen der Segmente gegeneinander in der Horizontalebene zuzulassen. Obwohl noch nach jenem einfachen Typus gebaut, bilden diese Gelenke einen deutlichen Übergang zu den Scharniergelenken zwischen den drei letzten Rumpfsegmenten (Taf. 17, Fig. 22). Noch beschränkter sind die Bewegungen in der Horizontalebene, die das 5. Thoraxsegment gegen das vorhergehende Rumpfsegment ausführen kann; in die laterale Gelenkhaut dieses sonst nach dem Typus der folgenden Gelenke gebauten Gelenkes sind jederseits zwei schräge Panzerrippen eingelagert, die gegen den vorderen und hinteren Gelenkrahmen beweglich sind und dadurch eine Art von labilen Angeln herstellen (p. 481, Taf. 15, Fig. 8, Taf. 16, Fig. 9, 12). — Zu einer andern Form von Gelenken, den einangeligen, führen die Gelenke zwischen den Schaftgliedern der Antennulen über (p. 494, Taf. 17, Fig. 25, 26). An ihnen ist die Gelenkhaut nur an einer (lateralen) Seite erweitert und an der gegenüberliegenden verengt, ohne daß aber hier die Haut so knapp wäre, daß man von einer eigentlichen Angel reden könnte. In diesen Gelenken ist der Drehungswinkel zwar auch in einer Ebene größer als in der darauf senkrechten; besonders aber ist der bei den einfachsten Gelenken auf allen Seiten liegende Verkehrsraum (Langer) auf eine Seite des Gelenkes beschränkt. Ähnlich verhalten sich die Gelenke zwischen den Gliedern des Mandibelpalpus und zwischen dem 2.—4. Gliede der 2. Maxille.

Von den letztgenannten Gelenken unterscheiden sich die einangeligen Gelenke (Typus B) nur dadurch, daß die Gelenkhaut an einer Stelle der

Gelenkrahmen bis zur Berührung der harten Rahmenstücke verkürzt ist. Die derart entstandene Angel kann nun an der Peripherie der Rahmen liegen, oder sie kann ins Innere des Gelenkes verlegt sein. Peripher (Typus Ba) liegt die Angel an den Gelenken zwischen Endopodit und Basipodit aller 6 Abdomenbeine (p. 510, Taf. 19, Fig. 57; Taf. 20, Fig. 85), und zwischen den beiden Exopoditgliedern des 6. (Schwanz-) Beines (p. 512, Taf. 19, Fig. 65, 66), zwischen dem 1. und 2. Gliede der 2. Maxille (p. 500, Taf. 17, Fig. 30, 31) und in den Rumpfgelenken der Mandibel, 1. Maxille und des Putzbeines (p. 475, Taf. 15, Fig. 6, 7; Taf. 18, Fig. 33 bis 35), im Innern (Typus Bb) liegt sie in den Rumpfgelenken der Antennule (p. 469, Taf. 15, Fig. 1) sowie des 6. (Schwanz-) Abdomenbeines (p. 485, Taf. 19, Fig. 61, 62), und in den Gelenken zwischen dem 1. und 2., dem 3. und 4., dem 4. und 5. Gelenke der Maxillipeden (p. 500ff., Taf. 17, Fig. 24, 26, 27; Taf. 18, Fig. 36; Taf. 19, Fig. 56) und zwischen dem 1. und 2. Basipoditgliede der Gehbeine (p. 506, Taf. 19, Fig. 71). Bei den letztgenannten Gelenken liegt die Angel zwischen den Enden zweier Fortsätze, deren jeder von einem der beiden Gelenkrahmen ins Innere des Gelenkes hineinragt; auf der Außenfläche der Gelenkrahmen entspricht meistens eine Einsenkung des Panzers diesen beiden Fortsätzen, und die beiden Einsenkungen sind durch eine Einfaltung der Gelenkhaut zu einer das Gelenk durchziehenden Rinne verbunden, woraus sich die apodemartige Entstehung der Fortsätze ergibt. — Außer in der Lage zeigt die Angel der einangeligen Gelenke auch Verschiedenheiten im Bau.

Der Verkehrsraum der einangeligen Gelenke mit peripherer Angel (Typus Ba) ist auf die der Angel gegenüberliegende Seite beschränkt und erstreckt sich meistens nur auf einen Teil dieser Seite; ein Ausweichen in die andere Seite wird zuweilen, wie besonders am Gelenk zwischen den beiden Exopoditgliedern des Schwanzbeines, durch Vorsprünge am proximalen Rahmen verhindert. Eine weitere Beschränkung des einseitigen Verkehrsraumes wird am Rumpfgelenk der Mandibel dadurch bewirkt, daß der distale Rahmen vorn eine Leiste hat, die in eine Rinne des proximalen Rahmens paßt. An diesem Gelenk sind auch Knopf und Pfanne der Angel besonders gut entwickelt, weniger gut am Rumpfgelenk der 1. Maxille, während an den peripheren Angeln sonst nur ein kleiner Fortsatz in eine Kerbe des andern Gliedes hineinragt.

Von den einangeligen Gelenken mit innerer Angel (Typus Bb) ließe sich ein allseitiger Verkehrsraum und die Drehbarkeit des distalen Gliedes um die eigene Längsachse von vornherein erwarten. Man findet einen allseitigen Verkehrsraum jedoch nur am Rumpfgelenk der Antennulen. An den übrigen genannten Gelenken dieser Art ist der Verkehrsraum durch

Vorsprünge an den Gelenkrahmen (wie z. B. am Gelenk zwischen dem 2. und 3. Gliede der Maxillipeden), oder auch durch Panzerstücke, die in die Gelenkhaut eingelagert sind (1. und 2. Glied des Basipodites der Gehbeine), eingeschränkt, zuweilen (das ebengenannte Gelenk und die Gelenke zwischen dem 3. und 4. Gliede des Raubbeines) so stark, daß Drehungen fast nur in einer Ebene möglich sind, und das Gelenk praktisch wie ein Scharniergelenk funktioniert.

Von Scharniergelenken, d. h. Gelenken, welche Drehungen ausschließlich in einer Ebene und um eine Achse erlauben, gibt es zwei Typen, mit tangentialer (Typus Ca) und mit diametraler (Typus Cb) Achse, d. h. die Gelenkhaut ist entweder nur an einer Gelenkseite nicht bloß an einem Punkte, sondern eine Strecke weit verkürzt, oder sie ist an zwei Punkten verkürzt, die sich ungefähr diametral gegenüber-, wenn auch nicht immer genau an den Enden eines größten Durchmessers liegen. Dem Typus Ca entspricht das Gelenk zwischen dem 2. und 3. Basipoditgliede der Gehbeine (p. 507, Taf. 19, Fig. 73—77) und das Rumpfgelenk des 5. Maxillipeden (p. 480, Taf. 16, Fig. 9, 16); an dem Maxillipedengelenk, dessen Angel im Verhältnis zum Umfange des Gelenkes kurz ist, wird die Drehungsachse durch den medianen Bauchkiel gesichert. Ähnlich ist auch das Gelenk zwischen dem 2. und 3. Rumpfsegment (p. 470, Taf. 15, Fig. 2, 3); es sind hier zwar zwei Angeln vorhanden, doch sind sie einander so nahe (unter den postero-lateralen Ecken des Rostrums), daß die sie verbindende Drehungsachse tangential liegt. Der Verkehrsraum befindet sich an der der Angel gegenüberliegenden Seite des Gelenkes. Typische Scharniergelenke mit diametraler Achse (Cb) sind die Gelenke zwischen den letzten drei Rumpfsegmenten (p. 485, Taf. 17, Fig. 22), ferner das Rumpfgelenk des 3. und 4. Maxillipeden (p. 479) und der Gehbeine (p. 482, Taf. 17, Fig, 18, 20), das Gelenk zwischen Basipodit und 1. Exopoditgliede der Antenne (p. 496, Taf. 17, Fig. 28, 30) und des Schwanzbeines (p. 511 Taf. 20, Fig. 82, 85), und zwischen dem 2. und 3. und dem 5. und 6. Gliede der Maxillipeden (p. 501 u. 505, Taf. 18, Fig. 47, 48; Taf. 19, Fig. 53, 55), auch das Gelenk zwischen dem 1. und 2. Endopoditgliede der Antenne (p. 497, Taf. 17, Fig. 27, 28). Auch an diesen Gelenken ist der zweiseitige Verkehrsraum durch Vorsprünge an den Gelenkrahmen zuweilen auf eine Seite eingeschränkt.

Zu diesem Typus (Cb) gehören weiter Gelenke mit besonderen Eigentümlichkeiten. Das Rumpfgelenk der Schwimmbeine (1.—5. Abdomenbeine) hat eine nicht ganz diametrale Achse, da die mediale Angel an die hintere Seite des Gelenkrahmens gerückt ist, und seine laterale Angel besitzt ein Zwischenstück, das gegen den proximalen Angelfortsatz als

Pfanne, gegen den distalen als Knopf funktioniert (p. 484, Taf. 17, Fig. 20, 22; Taf. 19, Fig. 61—64). Das Rumpfgelenk des Raubbeines (p. 478, Taf. 16, Fig. 9; Taf. 17, Fig. 21, 22) hat außer der Angel an der Hinterseite zwei Angeln an der Vorderseite, was eine Drehung unmöglich machen würde, wenn die eine dieser beiden Angeln nicht an einem rings von Haut umgebenen Panzerstück der Gliedwand läge; diese Angel wird dadurch labil. Ähnliche Verhältnisse zeigt auch das Gelenk zwischen den beiden Basipoditgliedern der Antenne, wo außer einer dorsalen und einer ventralen eine zweite ventrale Angel vorhanden ist, die aber von einem beweglichen Panzerstück des 2. Gliedes gebildet wird (p. 496, Taf. 17, Fig. 28; Taf. 18, Fig. 32). Eine labile Angel ist auch die an der Hinterseite des Gelenkes zwischen Exopodit und Basipodit der Schwimmbeine (p. 509, Taf. 19, Fig. 61, 67), was dem Exopodit ermöglicht, sich auch nach hinten gegen das Basipodit zu beugen; ähnlich verhält sich das Rumpfgelenk der 2. Maxille, dessen hintere Angel durch ein zwischen die Gelenkrahmen eingeschobenes bewegliches Panzerstück labil wird (p. 475, Taf. 15, Fig. 7; Taf. 18, Fig. 40). Das Scharniergelenk zwischen den beiden Exopoditgliedern der Antenne ermöglicht durch eine eigentümliche Einrichtung der Squama auch Drehungen um ihre Längsachse (p. 498, Taf. 17, Fig. 28 bis 31; Taf. 18, Fig. 32).

Folgende Gelenke lassen sich auf die oben besprochenen Typen nicht rein zurückführen. Das Rumpfgelenk der Antenne (p. 471, Taf. 15, Fig. 3; Taf. 17, Fig. 28, 29; Taf. 18, Fig. 32) ist zwar nach seinen Angeln ein Scharniergelenk vom Typus Cb; aber sein proximaler Rahmen besteht aus Stücken, die zwei verschiedenen Rumpfsegmenten angehören und gegeneinander beweglich sind; das Gelenk erlaubt daher Drehungen um mehr als eine Achse. Die das Gelenk zwischen Basipodit und 1. Exopoditgliede der Antenne umgebenden Panzerstücke hängen zwar an mehreren Punkten durch enge Häute zusammen, ohne aber feste Angeln zu bilden, nach denen man den Typus des Gelenkes bestimmen könnte (p. 498, Taf. 17, Fig. 27—29). Eigentümlich ist auch das Gelenk zwischen dem 3. Basipoditgliede und dem 1. Endopoditgliede der Gehbeine (p. 507, Taf. 19, Fig. 72—77); hier liegen auf einer Gelenkseite zwei Angeln, zwischen denen die Gelenkhaut ziemlich enge ist, so daß das Gelenk wie ein Scharnier vom Typus Ca aussieht; aber die Angellinie steht nicht quer zur Längsachse der artikulierenden Glieder, sondern fast parallel dazu; die Folge davon ist, daß das Endopodit nur Drehungen um eine seiner Längsachse parallele Achse machen kann. Das Gelenk zwischen den beiden Exopoditgliedern der Gehbeine (p. 508, Taf. 19, Fig. 72—77) endlich erinnert an das Gelenk zwischen diesen beiden Gliedern der Antenne; ein in die Gelenk-

haut eingelagertes Panzerstück bildet mit dem proximalen Gliede ein unvollkommenes Scharniergelenk vom Typus C a und ist mit dem distalen Gliede durch ein Gelenk vom Typus B a verbunden.

Rudimentär sind die Gelenke zwischen den Rumpfsegmenten vom Mundsegment bis zum 5. Thoraxsegment geworden (p. 476, Taf. 15, Fig. 6 bis 8; Taf. 16, Fig. 9 u. 10); und als rudimentäre Gelenke lassen sich vielleicht auch die häutigen Verbindungen zwischen den gepanzerten Stücken der Exopodite und der Endopodite der Schwimmbeine auffassen (p. 508, Taf. 19, Fig. 57, 60, 67, 68).

Wenn auch als Gelenke im allgemeinen wohl nur die beweglichen Verbindungen von Segmenten und Gliedern miteinander bezeichnet werden, so gibt es doch auch Gelenke zwischen Teilen desselben Segmentes oder Gliedes, die ähnlich gebaut sind wie die oben gekennzeichneten Gelenktypen. So ist die Verbindung des medianen Teiles des Rückenschildes mit den Pleuren und dem Rostrum (p. 469, Taf. 15, Fig. 2) und der beiden Stücke der Pleura des 1. Abdomensegmentes nach dem Typus C a, die Verbindung des Epistoms mit dem 3. Rumpfsegment (p. 472, Taf. 16, Fig. 14) nach dem Typus B a gebaut. Die Retinacula sind in unvollkommenen Scharniergelenken vom Typus B b beweglich (p. 511, Taf. 19, Fig. 58, 59). Über die Gelenke der beweglichen Cuticularanhänge vgl. unten p. 517ff. im Abschnitt 7.

## 4. Exoskelet des Stammes und der mit ihm artikulierenden Glieder; Stamm- und Gliedmaßengelenke.

Der Gegenstand dieses Kapitels ist das Exoskelet der den Körperstamm zusammensetzenden Segmente und der proximalsten, mit den Segmenten artikulierenden Glieder der Gliedmaßen, ferner der Bau der Gelenke, die die Segmente miteinander und mit jenen Gliedern verbinden. Die Gelenke zwischen den Segmenten sollen als Stammgelenke, die zwischen Stamm und Gliedmaßen als Gliedmaßengelenke bezeichnet werden.

### 4a. Augensegment.

Das Augensegment (Taf. 15, Fig. 2—4 *S. I*) hat eine starke ventrale Panzerplatte (*Ir.ve*), die sich nach vorn in einen breiten Stirnfortsatz verlängert; von ihrer Hinterkante geht jederseits laterad eine schmale Rippe ab, die die Augengelenke hinten umfaßt und dorsad in das hintere dorsale Stück (*Ir.do*) des Segmentpanzers übergeht. Der Raum zwischen *Ir.do* und dem Stirnfortsatz des Ventralpanzers wird von häutiger Cuticula (*Im*) eingenommen, die beiderseits in die Gelenkhaut der Augengelenke übergeht. In die dorsale Segmenthaut eingebettet und rings von ihr

umgeben liegt quer das vordere dorsale Panzerstück. Dies besteht aus vier miteinander häutig und beweglich verbundenen Stücken: einem konkaven Medianstück, das in ein vorderes (*Ir.do.me 1*) und ein hinteres (*Ir.do.me 2*) Stück geteilt ist, und aus jederseits einem gewölbten lateralen Stück (*Ir.do. la*). Die beiden *Ir.do. la* verbreitern sich laterad in die Augengelenkhaut hinein, so daß ihre lateralen Ränder den dorsalen Teil des Augengelenkrahmens bilden; zugleich biegen sie sich nach vorn zu ventrad über und stoßen auf der Ventralseite an eine in die Augengelenkhaut eingebettete Panzerinsel (*Ir.ve. la*).

Die Augengelenke sind vom Typus A. Der proximale Rand der Augenstiele ist zu einem ringsum von einer Leiste eingefaßten Rahmen verdickt, an dessen innerer Peripherie die Gelenkhaut ansetzt. Die Gelenkhaut ist weit, gefurcht, zwischen den Furchen wulstig; sie erlaubt den Augen Beugungen in allen Ebenen und Drehungen um die Längsachse.

Ebenfalls vom Typus A ist das Gelenk zwischen Augen- und Antennulensegment. Die Gelenkebene steht nicht senkrecht zur Längsachse des Tieres, sondern ist nach hinten übergeneigt. Die Amplitude der Bewegungen des Augensegmentes wird durch die flügelförmigen Höcker auf *Ir.do* und durch seine ventrale Crista beschränkt, die bei stärkeren Flexionen an die Fortsätze und Cristen des Antennulensegmentes stoßen.

### 4b. Antennulensegment.

Der dorsale Panzer des Antennulensegmentes (Taf. 15, Fig. 1—4, *S.II*) besteht aus zwei symmetrischen Stücken, die durch eine mediane, caudad etwas verbreiterte Hautnaht (*Im.do*) verbunden sind; die Naht geht vorn in die Gelenkhaut (*Im. S. I—II*) zwischen Augen- und Antennulensegment über. Der dorsale Panzer reicht hinten bis zu der bogenförmigen Linie (*lar*), die den freien Teil des Rostrums gegen den mit dem Antennulensegment verwachsenen Teil abgrenzt; in dieser Linie biegt die dorsale Wand des Segmentes in die ventrale Wand des freien Teiles des Rostrums um. Der dorsale Segmentpanzer geht beiderseits direkt in den lateralen Panzer über und sendet auch Ausläufer in die ventrale Segmentwand ab, die aber von der medianen Panzerplatte der Bauchwand (*Ir.vent*) durch Hautnähte getrennt bleiben. Zwei solcher Ausläufer finden sich an den rostrolateralen Ecken des Segmentes, an denen die Antennulen artikulieren; der eine (*Pr. la*) geht über die laterale Segmentfläche hinweg, der andere *Pr.me*) krümmt sich mediad dicht hinter dem Augengelenk auf die ventrale Segmentfläche hinüber; die beiden Ausläufer umgreifen das Antennulengelenk und bilden seinen proximalen Gelenkrahmen, ohne sich aber auf der ventralen Gelenkseite zu vereinigen; hier schiebt sich zwischen sie

ein Fortsatz (*Pr.an*) der ventralen Panzerplatte. Die Hautnaht, die die ventrale Panzerplatte einfaßt und jederseits mit dem dorsolateralen Panzer verbindet, ist hinten breit und geht hier in die Gelenkhaut des Antennengelenkes über; rostrad wird sie enger und gabelt sich am lateraden Vorsprung der Ventralplatte in einen lateralen Ast (*Im. la*), der sich in einer Rinne verliert, und einen medialen Ast (*Im.me*), der zwischen *Pr. la* und *Pr.an* in die Haut des Antennulengelenkes übergeht.

Am *Pr. la* befindet sich die Angel (*Gi*) des Antennulengelenkes (Taf. 17, Fig. 23, 24) da, wo die laterale Segmentfläche in die ventrale umbiegt. Der proximale Gelenkrahmen ist hier eingefaltet, und die Falte setzt sich über die Gelenkhaut hin fort, sodaß äußerlich eine Rinne, an der Innenwand eine Leiste entsteht. Die Falte ist der Länge nach gepanzert, nur in der Gelenkmitte von einer kurzen Haut unterbrochen, und an dieser Stelle liegt die Angel. Proximal (*Pr.pr*) und distal (*Pr.di*) von der Angel ragt die Leiste zapfenartig ins Innere des Gelenkes hinein. Das Antennulengelenk ist also nach Typus B b gebaut und erlaubt dem 1. Schaftgliede ausgiebige Bewegungen in allen Ebenen und selbst Drehungen um die Längsachse, da die Gelenkhaut, wie am Augengelenk, faltig und auch an der Angel nicht straff ist. An der lateralen und dorsalen Seite der Angel liegt in der Gelenkhaut ein eigentümliches Panzerstück; es besteht aus zwei winkelig zusammenstoßenden, beweglich verbundenen Teilen, die mit ihren freien Enden gegen die Gelenkrahmen beweglich sind, der dünnere distale (*Ir.lat*) gegen den Gliedrahmen, der breitere (*Ir.dors*) gegen den Segmentrahmen.

### 4c. Mundsegment.

Das Mundsegment hat, von einzelnen verdickten Stellen abgesehen, einen dünneren Panzer als die vorderen Kopfsegmente; die Dorsalwand des Schildes und das Epistom sind kräftiger gepanzert als die Lateralwände des Segmentes; die Ventralwand der Epimere (Pleuren) und des Rostrums ist häutig.

Der dorsale Panzer (Taf. 15, Fig. 2, 3) besteht aus 4 durch Hautnähte (*Im.lo*, *Im.tr*) verbundenen Stücken: 2 medianen (Dorsalwand des Segmentes und des Rostrums) und 2 lateralen (Dorsalwand der beiden Epimere). Die Nähte zwischen den Dorsalpanzern des Segmentes und der Epimere sind eng, die Beweglichkeit der Epimere daher gering. Von der häutigen Ventralwand des Rostrums ist nur der vordere Teil vorhanden (bis *lar*, Fig. 2); am hinteren Teil ist durch seine Verwachsung mit dem Antennulensegment die Ventralwand geschwunden, wie auch der entsprechende Teil der Dorsalwand dieses Segmentes. Den Furchen auf der

Außenfläche des Rückenschildes entsprechen Leisten auf der Innenfläche, den äußeren Leisten innere Furchen.

Das Gelenk zwischen Antennulen- und Mundsegment hat den Typus Ca. Die beiden Angeln (*Gi*) liegen dicht unter den caudolateralen Ecken des Rostrums, also nur durch die Breite des Rostrums voneinander getrennt (Taf. 15, Fig. 3). In diesen beiden Punkten tritt an den Panzer des Antennulensegmentes das Ende eines schmalen Fortsatzes (*Pr.an. la*), der von der rostrolateralen Ecke des Panzers der lateralen Segmentwand rostrad geht und das Antennengelenk an der Dorsalseite einrahmt. An den Angeln ist die Gelenkhaut enge; andre Vorrichtungen zur Sicherung der Drehungsachse finden sich daran nicht. Da die Angeln des Antennulen-Mundsegment-Gelenkes nur durch eine kurze, flach gewölbte Strecke getrennt sind, liegt die Drehungsachse dicht unter dem dorsalen Teil (*Im.tr*) der Gelenkhaut, der wegen der Verwachsung des Rostrums mit dem Antennulensegment identisch ist mit der erwähnten Hautnaht zwischen den Dorsalpanzern des Rostrums und Rückenschildes. Das dorsale Stück der Gelenkhaut braucht, da es nahe an der Achse liegt, nur enge zu sein; laterad und besonders ventrad erweitert die Gelenkhaut sich um so stärker (Fig. 4). Die dorsade Streckung des Antennulensegmentes ist beendet, sobald die Dorsalflächen von Rostrum und Rückenschild in derselben Ebene liegen; die ventrade Flexion kann beinahe einen rechten Winkel betragen.

Der eben erwähnte Fortsatz *Pr.an. la* (Taf. 15, Fig. 3; Taf. 18, Fig. 32) ist an einer Stelle durch eine enge Hautnaht (*Im*) unterbrochen, die die hintere Grenze des Antennenmetamers bezeichnen mag.

Der Raum zwischen den gepanzerten Teilen des Antennulen- und des Mundsegmentes wird auf beiden Seiten von den Antennengelenken eingenommen und auf der Bauchseite von einer weiten Gelenkhaut ausgefüllt (Taf. 15, Fig. 4, *Im.ve*). In dieser Haut liegt ein eigentümlich geformtes medianes Panzerstück (*Ir.me*; wohl der Rest des Sternites des Antennenmetamers), das mit seiner schmalen Vorderkante an den Ventralpanzer (*Ir.vent*) des Antennulensegmentes, mit seinem breiteren gegabelten Hinterende an den Ventralpanzer des Mundsegmentes stößt; bei starker (ventrader) Flexion des Antennulensegmentes sinkt das Vorderende ins Innere hinein.

Es ist bemerkenswert (und vielleicht ein Beweis dafür, daß die Abgliederung des Antennulensegmentes sekundär ist und nichts mit einer primären Metamerie des Kopfes zu tun hat), daß das Antennengelenk nicht einem Segment angehört, sondern an der Grenze zwischen Antennen- und Mundsegment liegt, und zwar so, daß der größere hintere Teil des Coxale am Mundsegment, der kleinere vordere Teil am Antennulensegment artikuliert (Taf. 15, Fig. 2—4).

Das Coxale der Antenne (Taf. 15, Fig. 6, 7, 9, 10; Taf. 17, Fig. 28—31; Taf. 18, Fig. 32, *Bap.A I*) ist an der dorsalen, caudalen und ventralen Fläche gepanzert. Dies große Panzerstück wird durch eine enge Hautnaht (*Im.po*) in ein dorsales (*Ir.do*) und ein ventrales (*Ir.ve*) Stück geteilt; die Naht entspringt an der Hinterfläche der Gelenkhaut zwischen Coxale und Basale, läuft an der Hinterkante des Coxale entlang und gabelt sich: *Im.po.do* verstreicht auf der dorsalen Gliedfläche, *Im.po.ve* geht auf der hinteren, dann ventralen Gliedfläche zur Stammgelenkhaut. Die flache, dem Antennulensegment anliegende Vorderwand des Coxale ist größtenteils häutig; darin liegen drei Panzerinseln: *Ir.do.an* nahe am distalen Teile des Vorderrandes des dorsalen Panzers, *Ir.an.ve* und *Ir.an.vent*, durch eine Hautnaht beweglich verbunden, in der ventralen Hälfte der vorderen Gliedfläche. Die größere *Ir.an.vent*, durch eine Hautnaht mit dem ventralen Panzerstück verbunden, geht dorsad in einen Zipfel aus, dessen Spitze sich mitten am vorderen Gliedrand in eine Kerbe des Panzerrandes des Antennulensegmentes einsenkt: die vordere Angel des Antennengelenkes (Taf. 17, Fig. 29, *Gi.ant*). Die andere Angel (Taf. 15, Fig. 3, Taf. 18, Fig. 32, *Gi.do*) liegt an der dorsalen Gelenkseite; der Dorsalpanzer des Coxale bildet hier am Rande einen Höcker, der sich in eine flache Bucht des erwähnten *Pr.an.la* des Mundsegmentes einfügt.

Von den beiden Angeln des Antennengelenkes gehört also eine dem Antennulen-, die andre dem Mundsegmente an; das Antennengelenk vermittelt daher die Bewegungen, nicht wie sonst von zwei, sondern von drei Körperstücken und kann also keiner der oben angeführten Gelenkformen entsprechen. — Das Coxale kann gegen den Stamm nur ventrade und damit kombinierte caudade Flexionen machen, die aber unbedeutend sind und vielleicht gar nicht als aktive Bewegungen, sondern nur passiv während des Ruderns der Antenne ausgeführt werden. Über seine etwa horizontale Ruhelage hinaus kann sich das Coxale dorsad nicht heben, da das Schildepimer ihm aufliegt; eine starke ventrade Flexion des Antennulensegmentes gegen das Mundsegment ist das Coxale gezwungen teilweise mitzumachen.

Die Seitenwände des dreiseitig-prismatischen Mundsegmentes sind an ihrem längeren Vorderteil meist gepanzert, an ihrem kürzeren Hinterteil meist häutig. Die Grenze zwischen beiden Teilen bilden der Hinterrand der Vorderlippe des Mundes und davon beiderseits in rostrodorsader Richtung abgehende Verdickungen des Panzers (Taf. 16, Fig. 14), besonders eine Bogenleiste (*Cr.arc*) und eine lange Leiste (*Cr.ans*), die durch eine Längsfurche die Form einer Schleife bekommt. Rostrad von dieser Grenze besteht jede Seitenwand des Mundsegmentes aus einem Panzerstück

(Taf. 16, Fig. 14, *Ir.la.ve*); die beiden *Ir.la.ve* stoßen mit ihren ventromedialen Kanten am Vorderende des Mundsegmentes vor dem Epistom zusammen, weiter hinten aber an das Epistom. Miteinander und mit dem Panzer des Epistoms sind sie durch eine Haut (*Im.ve.la*) verbunden, die vorn ganz knapp ist und sich caudad erweitert. Der Panzer, der die Ventralwand des Epistoms bildet, ist am Vorderende dick, wird caudad zarter und ist am Hinterende des Epistoms durch eine runde mediane Haut (Taf. 15, Fig. 5; Taf. 16, Fig. 14, *Im.me*) ersetzt, die caudad in die Haut der Vorderlippe übergeht. In der Verbindungshaut (*Im.ve.la*) zwischen Epistompanzer und lateralem Segmentpanzer (*Ir.la.ve*), in ihrem hintersten verbreiterten Teile liegen die Panzerinseln *Iris.po* und *Iris.an*. Die größere, *Iris.an*, liegt mit der medialen Kante dem Epistompanzer beweglich an und stößt laterad mit einem Fortsatz an einen Fortsatz der erwähnten Bogenleiste *Cr.arc*; der Treffpunkt der beiden Fortsätze ist eingesenkt und vertieft sich besonders, wenn sich der Epistompanzer unter Einfaltung von *Ir.ve.la* an den lateralen Segmentpanzer legt. In dieser Lage findet man das Epistom bei lebenden Tieren, sodaß statt *Ir.ve.la* nur ein enger Falz zwischen den beiden Panzern zu sehen ist; bei macerierten Tieren aber hebt sich der Epistompanzer ab, wobei er sich wie ein einarmiger Hebel um sein Vorderende dreht, und *Ir.ve.la* sich spannt. Es scheint, daß durch die Maceration Bänder zerstört werden, deren Elastizität den Epistompanzer andrückt, und daß dieser Druck überwunden wird, je nachdem der Magen bei der Füllung mit Nahrung Raum braucht.

Der hinter der oben angegebenen Grenze liegende Teil der Wand des Mundsegmentes ist fast durchweg häutig (Taf. 15, Fig. 7, 8), und auch die proximalen Gelenkrahmen der drei hier artikulierenden Gliedmaßenpaare sind nur unvollkommen gepanzert. In dieser häutigen Ventralwand findet sich nur eine gepanzerte Querspange: das Maxillensternit. Der mediane Teil des Sternites liegt zwischen den vier Maxillengelenken und besteht aus einem vorderen fünfkantigen Stück (*Ir.me.Mx*) und einem hinteren submedianen Stück (*Ir.laMx*), das laterad in die Sternitrippen (*Ir.lat.Mx*) sich fortsetzt; wo die drei Teile zusammenstoßen, sind sie durch enge Hautnähte beweglich verbunden. Die lateralen und hinteren Ränder der beiden *Ir.la.Mx* heben sich aus der Segmentwand heraus; dadurch entsteht vor ihnen eine Grube, die sich über *Ir.me.Mx* noch vertieft; sie geht rostrad zwischen den beiden nahe aneinander liegenden Lateralteilen des Metastoms (Taf. 15, Fig. 7, *Lab.po*) in eine enge Rinne über, die sich zwischen den Mandibeln zur dorsalen Mundhöhlenwand verbreitert und verflacht.

Die Wand des in der Mediane gespaltenen Metastoms (Taf. 15, Fig. 7; Taf. 16, Fig. 11) ist an der Hinterseite des distalen, caudad übergebogenen Abschnittes dünn gepanzert (*Ir.di*); die übrige Wand ist häutig bis auf zwei eingelagerte Panzerstücke. Das größere, *Ir.po*, zieht in der ventralen Metastomwand vom *Ir.me.Mx* des Maxillensternits zum distalen Panzer des Metastoms (*Ir.di*) und ist mit beiden beweglich verbunden. Das andre Panzerstück (*Ir.la*) ist eine schmale Rippe, die der Länge nach in der Falte liegt, mit der die Ventralwand des Metastoms in die Vorderwand der Vordermaxille umbiegt.

Die laterale Rippe des Maxillensternits (*Ir.lat.Mx*) zieht laterad zwischen dem Gelenk der 1. und 2. Maxille, dann nahe hinter dem Mandibelgelenk; ihr Endstück (Taf. 15, Fig. 7, *Ir.lat.do.Mx*) ist beweglich abgesetzt; es biegt rostrodorsad um und tritt an die Angel des Mandibelgelenkes.

Die gepanzerte Lateralwand des Vorderteils des Mundsegmentes geht, wie erwähnt, in einer ziemlich geraden (unter der 1. Lateralcrista des Schildes, *Cr.lo.1*, hinziehenden) Längsfalte in die Ventralwand des anstoßenden Schildepimers über. Diese Falte (Taf. 15, Fig. 6, *Pl.Sc*) setzt ihre Richtung zunächst noch neben der weichen Wand des hinteren Teiles des Mundsegmentes fort, macht dann aber eine laterade Schleife (Taf. 15, Fig. 6, *Arc.Pl*), die unter dem Lateralende der Cervicalfurche (*Fo.tr*) des Schildes liegt. Diese Schleife umfaßt das laterale Ende eines ventralen Querwulstes (Taf. 15, Fig. 6, 7, *Tu.an*), der vorn an die Lateralrippe des Maxillensternites grenzt und sehr bald in einen großen retortenförmigen Wulst (*Tu.po*) hinter ihm übergeht. Dieser Wulst, in dem die Maxillenniere liegt, beginnt zwischen dem Gelenk der Vorder- und Hintermaxille, wird laterad breiter und dicker und steigt, sich verflachend, hinter dem Schleifenwulst bis auf die Dorsalfläche des Segmentes. Die Wand dieser Wülste ist nun nicht weniger weichhäutig als die Bauchwand zwischen den Gelenken der Mundteile. Doch ist das laterale Ende des Schleifenwulstes (Taf. 15, Fig. 6, 7, *Tu.an*) gepanzert, und in der Dorsalwand des Nierenwulstes liegt ein Panzerstück (Taf. 15, Fig. 6, *Ir.do.an*), das mit dem Vorderende an den gepanzerten Lateralteil des Schleifenwulstes stößt, während seine breitere Hinterkante mit einem Panzerstück (Taf. 15, Fig. 6; Taf. 16, Fig. 12, *Ir.do.po*), das schon nicht mehr zum Kopf gehört (u. p. 476), beweglich verbunden ist.

Die Wand des Nierenwulstes setzt sich mediad über den Rücken hin in einen schmalen Hautstreif (Taf. 15, Fig. 6, *Ter.Mx*) fort, der vorne in die ventrale Wand des hinteren Schildsaumes umbiegt und hinten in einer Querfalte an das 1. Thoracomer grenzt. Dieser Hautstreif ist ein Rest des Tergites des Maxillenmetamers.

### 4d. Gelenke und Proximalglieder der Mundgliedmaßen.

Die Gelenke der Mundgliedmaßen liegen an der größtenteils häutigen Ventralwand des hinteren Teiles des Mundsegmentes (Taf. 15, Fig. 7, 8), nur das laterale, mit der Angel versehene Ende des Mandibelgelenkes ragt bis auf die dorsale Segmentfläche (Taf. 15, Fig. 6).

Der Rand der großen Öffnung, durch die die Muskeln in das Innere des dicken, nur aus einem Stück bestehenden Mandibelpanzers (Taf. 18, Fig. 33) eintreten, ist rings von einer in die häutige Segmentwand übergehenden Gelenkhaut eingefaßt; diese setzt sich rostrad in ein dreieckiges (an das Schildepimer und die erwähnte Schleifenleiste, *Cr.ans*, grenzendes) Hautfeld (Taf. 16, Fig. 14, *Im.la.do*) fort und verengt sich an zwei Punkten: in geringerem Grade neben der Bogenleiste (Taf. 16, Fig. 14 *Cr.arc*), sehr stark an der Angel (Taf. 15, Fig. 6, *Gi*). In der von der Bogenleiste gebildeten Rinne gleitet eine kleine Querleiste, die sich auf der Mandibel neben dem Palpus erhebt; diese Einrichtung dient zur Führung der Bewegungen der Mandibel und ist hier außerhalb des Gelenkes angebracht wie sonst meistens nur bei Gelenken vom Typus A a. An der Angel ist die Gelenkhaut so knapp, daß der Gelenkknopf des Mandibelpanzers (Taf. 18, Fig. 33, *Gi*) in die Gelenkpfanne gepreßt wird, die sich in das Schildepimer dicht neben der Lateralwand des Segmentes einsenkt (Taf. 15, Fig. 6, *Gi*); diese Pfanne tritt auf der dorsalen Schildfläche als runder Buckel in dem rostrolateralen Winkel hervor, den die Cervicalfurche (*Fo.tr*) mit der 1. Längscrista (*Cr.lo 1*) bildet (Taf. 17, Fig. 28). Das Mandibelgelenk ist vom Typus B a, mit unvollständigem proximalem Gelenkrahmen. Es erlaubt der Mandibel Bewegungen in allen Ebenen (auch wohl geringe Drehungen um die Längsachse), die ausgiebiger sein würden, wenn die Mandibel nicht zwischen Vorderlippe, Metastom und Vordermaxille eingeengt läge; so treten die meisten Bewegungen wohl nicht aus der Transversalebene heraus und werden außerdem durch die oben beschriebene Führung beschränkt. Die ventralen Zähne der beiderseitigen Mandibeln können sich etwa um die halbe Breite des Vorderlippenrandes voneinander entfernen, so daß ziemlich große Nahrungsstücke eingeführt werden können.

Im Gegensatz zur Mandibel hat die vordere Maxille eine großenteils häutige Wand, deren gepanzerte Teile beweglich miteinander verbunden sind (Taf. 16, Fig. 20). Gepanzert ist die laterale Schmalwand (*Ir.la*) der Maxille, das distale Endit (*Lo.di*) und die mediale und hintere Fläche des proximalen Endits (*Lo.pr*), von dessen Hinterwandpanzer ein laterader Fortsatz (*Ir.post*) quer durch die Hinterwand der Maxille geht; dieser ist mit dem lateralen Panzer (*Ir.la*) durch zwei größere und ein

kleineres (in Fig. 20 verdecktes) Panzerstück verbunden. Das dicke laterale Panzerstück (*Ir.la*) stößt mit dem distalen Ende beweglich an das distale Endit (*Lo.di*), krümmt sich proximad auf die hintere Gliedfläche und geht hier in einen Knopf aus, der sich in eine Grube des Maxillensternites (Taf. 15, Fig. 7. 8; Taf. 18, Fig. 42, *Ir.lat.Mx*) legt. Diese Angel (*Gi*) ist die einzige des Maxillengelenkes, das nach dem Typus Ba gebaut ist. Den proximalen Gelenkrahmen bilden an der Hinterseite das Maxillensternit, an der medialen und dem angrenzenden Teil der vorderen Seite die beschriebenen Metastomrippen (Taf. 15, Fig. 7; Taf. 16, Fig. 11, *Ir.po*, *Ir.la*); sonst geht die Gelenkhaut in die Bauchhaut über. Die hauptsächlichsten Bewegungen der Maxille liegen in der Transversalebene.

Das Coxale (*AI*) der hinteren Maxille hat größtenteils häutige Wände (Taf. 17, Fig. 29—31). Darin liegen drei größere Panzerstücke (*Ir.la.an*, *Ir.me.po*, *Ir.po.di*) und ein kleines (*Ir.pr*). *Ir.la.an*, größtenteils in der Vorderwand gelegen, ist dreizipfelig; der distade Zipfel, *Ir.la.an.di*, zieht sich auf die hintere Gliedwand hinüber und stößt hier an den Panzer des Basale (*AII*); der proximade Zipfel, *Ir.la.an.pr*, bildet am Ende mit einem Vorsprung an der Rippe des Maxillensternits die vordere Gelenkangel (Taf. 15, Fig. 7; Taf. 17, Fig. 31, *Gi.an*), der mediade Zipfel, *Ir.la.an.me*, ist an seiner terminalen Kante mit dem lateraden Zipfel (*Ir.me.po.an*) des medialen Panzerstückes (*Ir.me.po*) durch eine Hautnaht verbunden. Dies Panzerstück, ebenfalls dreizipfelig, liegt größtenteils in der medialen Gliedwand; sein laterader Zipfel, *Ir.me.po.an*, stößt auf der Vorderwand, wie bemerkt, an das erstbeschriebene Panzerstück; das Ende des proximaden Zipfels (*Ir.me.po.pr*) ist mit dem Putzbeinsternit durch ein kleines Panzerstück (Taf. 15, Fig. 7, 8; Taf. 18, Fig. 40, *Ir.po*) beweglich verbunden: die hintere labile Angel des Maxillengelenkes; der laterodistale Zipfel stößt an das dritte Panzerstück (*Ir.po.di*) und wird von diesem distad fortgesetzt; die Spitze von *Ir.po.di* gehört zur Angel des Coxo-Basalegelenkes. — Das Gelenk der hinteren Maxille zeigt den Typus Cb in unvollkommener Ausbildung. Die beiden hinteren Maxillen stoßen in der Ruhe mit ihren beborsteten Medialrändern zusammen und überdecken die Mundgegend; sie können um die Achse ihres Gelenkes eine Drehung von geringem Betrage machen, durch die sie sich caudolaterad vom Munde abbiegen.

### 4e. Vorderthorax (4. Segment).

Die Grenze zwischen Kopf und Thorax wird auf der Ventralseite von der Sternitspange des Putzbeinmetamers (Taf. 15, Fig. 7, 8, *Ir.lat.Mp 1*) gebildet; laterad geht die Grenze in der Rinne zwischen Nierenwulst und

Putzbeingelenk weiter, setzt sich dorsad zwischen der Hinterkante des Nierenwulstes und der anstoßenden Vorderkante des Panzerstückes (Taf. 15, Fig. 8, *Ir.do.po*) im Putzbeintergit fort und vertieft sich schließlich zu der Segmentfalte zwischen den Tergiten des Maxillen- und 1. Thoraxmetamers.

Das 4. Stammsegment, dessen Beweglichkeit gegen das Mundsegment nur gering ist, ist aus den vier vorderen Thoracomeren und einem Teil des fünften verschmolzen, wobei die Tergite stärker als die Sternite reduziert wurden. Die Dorsalwand des Segmentes (Taf. 15, Fig. 6), viel kürzer als die Ventralwand, ist größtenteils häutig; eine Querfurche teilt sie in einen vorderen, aus den Tergiten des 1. und 2. Thoracomers entstandenen Querwulst (*Ter.Mp 1,2*) und einen hinteren (*Ter.Mp 3, 4*), der aus den Tergiten des 3. und 4. Thoracomers verschmolzen ist; das Tergit des 5. Thoracomers ist daran nicht beteiligt.

Die Ventralwand des Segmentes (Taf. 15, Fig. 7, 8; Taf. 16, Fig. 9, 10) ist größtenteils sehr stark gepanzert. Zu jedem Metamer gehört ein Medianstück (*Ir.me.Mp 1, 2, 3, 4, 5*), von dessen vorderem Abschnitt jederseits eine laterale Rippe (*Ir.lat.Mp 1, 2, 3, 4, 5*) abgeht, die das Gelenk des zugehörigen Maxillipeden an der vorderen und lateralen Seite umrahmt.

Nur das Sternit des 1. Thoracomers (Putzbeinsternit) ist fast ganz häutig; seine Panzerung besteht in einer Querspange, die noch dünner ist als die der Maxillen, und deren laterale Rippe (Taf. 15, Fig. 7, 8, *Ir.lat.Mp 1*) kaum bis zur Mitte des Putzbeingelenkes reicht; sie ist mit dem Medianstück (*Ir.me.Mp 1*) der Spange durch eine enge Hautnaht verbunden. Die Rumpfhaut zwischen diesem Medianstück und dem des Raubbeinmetamers (*Ir.me.Mp 2*) ist dick und erhebt sich zu einem kielartigen Wulst (Taf. 16, Fig. 9, *Tu.ve*); daher sind die Metamere des Putz- und Raubbeins ein wenig gegeneinander beweglich. Lateral vom Putzbeingelenk liegt, schon fast auf der Dorsalfläche, in der Segmenthaut ein kleines Panzerstück (Taf. 15, Fig. 6, *Ir.do.po*), das ein Überbleibsel des Tergitpanzers des 1. Thoracomers sein dürfte; es ist zwischen das dorsale, in der Wand des Nierenwulstes liegende Panzerstück (*Ir.do.an*) und den Tergitpanzer des 2. Thoracomers (*Pr.do*) eingeklemmt.

Inniger miteinander vereinigt sind die Sternite des 2.—5. Thoracomers. Ihre gepanzerten Stücke bilden einen wirklichen »Brustkorb« mit einem medianen Sternum und mit Rippen, deren laterale Enden völlig miteinander verwachsen sind (Taf. 15, Fig. 8; Taf. 16, Fig. 9, 10). Das Sternum besteht aus mehreren, durch Hautnähte, also beweglich miteinander verbundenen Medianstücken (*Ir.me.Mp 2, 3, 4, 5*). Die Medianstücke des 2. und 3. Thoracomers stoßen direkt in einer engen Hautnaht

(*Im.ve*) aneinander; zwischen die Medianstücke des 3., 4. und 5. Thoracomers aber ist je ein Zwischenstück eingeschoben (*Ir.me.Mp 3—4, 4—5*), das vorn und hinten mit den Medianstücken beweglich verbunden ist. Die Zwischenstücke liegen mit den Medianstücken nicht in derselben Ebene, sondern bilden mit ihnen einen ungefähr rechten Winkel (die Vorderkante des Zwischenstücks ist ventrad, die Hinterkante dorsad gekehrt); man überblickt daher die Zusammensetzung des Sternums erst deutlich, wenn man es reckt (Taf. 16, Fig. 10). So kann das Sternum sich verkürzen und verlängern, indem die rechten Winkel zwischen den Median- und Zwischenstücken spitzer oder stumpfer werden. Gleichwohl ist die Beweglichkeit der Sternite gegeneinander nur gering, nämlich nur so groß, wie die Elastizität der lateral unbeweglich miteinander verwachsenen Rippen es erlaubt. Die lateralen Enden der vier Sternitrippen vereinigen sich nun in der Weise, daß die Rippe des 2. Thoracomers (*Ir.lat.Mp 2*) caudad, die des 5. Thoracomers rostrad umbiegt (*Ir.lat.Mp 5*), und beide zu einem geschlossenen Bogen verschmelzen, an den die Rippen des 3. und 4. Thoracomers herantreten, um ebenfalls mit ihm zu verschmelzen. Dadurch entstehen vier fest gepanzerte Gelenkrahmen für den 2.—5. Maxilliped. Die Vorderwand des Coxale jedes Maxillipeden artikuliert mit der Rippe des zugehörigen, die Hinterwand mit der Rippe des folgenden Thoracomers, sodaß an der Rippe des 3., 4. und 5. Thoracomers je zwei Maxillipeden artikulieren; dies wird dadurch möglich, daß diese Rippen auf der Ventralseite je zwei (durch eine Rinne getrennte) Leisten tragen (Taf. 16, Fig. 9); an die hintere Leiste setzt die Gelenkhaut der Vorderwand des zugehörigen Maxillipeden, an die vordere Leiste die Gelenkhaut der Hinterwand des vorhergehenden Maxillipeden an. Nur die Hinterwand des 5. Maxillipeden ist von keiner gepanzerten Rippe eingerahmt; ihre Gelenkhaut geht in den häutigen Teil der Bauchwand des 5. Thoracomers über.

Von dem lateralen Stück des Gelenkrahmens des 2. Maxillipeden (Raubbeins) springt ein dreieckiger Fortsatz (Taf. 15, Fig. 6; Taf. 16, Fig. 12, *Pr.do*) in die häutige Tergitwand des Segmentes vor; der Fortsatz, dem ein Buckel aufsitzt, ist ein Rest des Dorsalpanzers des 2. Thoracomers und stößt mit seiner Vorderkante beweglich an den erwähnten Rest des Tergitpanzers (*Ir.do.pr*) des 1. Thoracomers. Im übrigen sind die vereinigten Tergite des 1. und 2. Thoracomers weichhäutig und bilden einen Querwulst (Taf. 15, Fig. 6, *Ter.Mp 1, 2*), von dem der aus den Tergiten des 3. und 4. Thoracomers gebildete Querwulst (*Ter.Mp 3, 4*) durch eine Falte getrennt ist; dieser ist ebenfalls häutig bis auf jederseits eine schmale und dünne Panzerspange (Taf. 15, Fig. 6, *Ir.do.la*).

### 4f. Coxale und Gelenke der Maxillipeden.

Die Ebene des Putzbeingelenkes (Typus Bb) schneidet das Coxalglied unter spitzem Winkel, sodaß die laterale Gliedwand viel länger ist als die mediale (Taf. 16, Fig. 12, 13). Der Panzer des Coxale ist dünn, aber kontinuierlich bis auf die häutige Kiemenbasis; der distale Gelenkrahmen ist daher ringsum geschlossen, doch zieht sich die Gelenkhaut an der medialen und am angrenzenden Teil der Hinterseite ziemlich weit in den Gliedpanzer hinein. Der proximale Gelenkrahmen (Taf. 15, Fig. 7, 8; Taf. 16, Fig. 12) besteht an der Hinterseite in der Rippe des Raubbeinsternites und am medialen Teile der Vorderseite im Rippenende des Putzbeinsternites; sonst geht die Gelenkhaut in die Bauchhaut über. Die einzige Angel liegt an der Spitze des lateralen Endes der Rippe des Putzbeinsternites (*Ir.lat.Mp 1*), das sich in eine kleine Kerbe am Rande des Panzers der vorderen Gliedwand schiebt (Taf. 16, Fig. 13). In der lateralen Gelenkhaut liegt eine kleine Panzerrippe (Taf. 16, Fig. 12; Taf. 18, Fig. 34, 35 *Iris.la.pr*), die sich mit dem einen Ende an den Panzerrand des Gliedes legt und mit dem anderen sich in den Winkel zwischen den Tergitpanzerstücken des Putz- und Raubbeinmetamers (*Ir.do.po* und *Pr.do*) schiebt.

An den folgenden drei Gelenken ist der distale Rahmen sehr viel unvollständiger gepanzert als der ringsum stark gepanzerte proximale.

Das Coxale des Raubbeins hat großenteils häutige Wände (Taf. 17, Fig. 21—23). Sein größtes Panzerstück ist das laterale (*Ir.la*), das sich über einen kleineren Teil der Vorderwand und einen größeren Teil der Hinterwand ausdehnt. Ein kleineres Panzerstück (*Ir.me*) bildet den proximalen Teil der medialen Gliedwand. Zwischen den beiden Panzerstücken ist die Vorderwand häutig; die Haut (*Im.an.me*) nimmt fast die ganze mediale Hälfte der vorderen Gliedwand ein und geht proximad und distad in die Gelenkhäute über. Das Raubbeingelenk hat auf der Vorderseite zwei Angeln, die zu beiden Seiten der Haut *Im.an.me*, am Ende von Fortsätzen der beiden Panzerstücke liegen, die eine (Taf. 16, Fig. 9; Taf. 18, Fig. 43, *Gi.an.me*) an einem Fortsatz von *Ir.me*, die andere (*Gi.an.la*) von *Ir.la*. Dem zur Angel führenden Fortsatz von *Ir.la* gegenüber geht ein distader (Taf. 18, Fig. 43, *Pr.di*) ab; durch die beiden Fortsätze läuft eine tiefe Furch (*Fo.an*). An der hinteren Gliedwand ist nur eine Gelenkangel (Taf. 18, Fig. 44, *Gi.po*); sie liegt lateral von der Gliedmitte am Rande eines großen Wulstes von *Ir.la*; dieser Wulst legt sich eng an eine Leiste (Taf. 16, Fig. 9, *Cr*) der Sternitrippe des 3. Thoracomers. Das Raubbeingelenk ist also ein Scharniergelenk vom Typus Cb, dessen vordere Angel aber aus zwei benachbarten Angelpunkten besteht. Die

Gelenkachse liegt nicht ganz longitudinal, sondern so, daß die Achsen der beiden Raubbeingelenke rostrad konvergieren.

Außer jenen beiden nirgend direkt miteinander verbundenen Panzerstücken (*Ir.la* und *Ir.me*) gibt es in der Coxalwand noch einige kleinere (Taf. 16, Fig. 12; Taf. 18, Fig. 43—45). Zwei dreikantige liegen am distalen Ende von *Ir.me*; das eine (*Ir.me.di.an*) reicht bis an den Panzer des Basalgliedes, das andere (*Ir.me.di.po*) stößt an *Ir.la* und schließt dadurch die häutige Insel der hinteren Gliedwand distal ab. Andere kleine Panzerstücke liegen in dem medialen und lateralen Teil der Gelenkhaut. Durch den medialen Teil geht schräg ein kleiner Panzerstab (Taf. 18, Fig. 44, 45, *Ir.me.pr*) von *Ir.me* zum Medianstück des Sternites des 2. Thoracomers. Von den vier kleinen Panzerstücken in der lateralen Gelenkhaut umgeben zwei (Taf. 16, Fig. 12; Taf. 18, Fig. 43, 44, *Iris.la.an*, *Iris.la.po*) gemeinsam mit dem lateralen Gliedpanzer (*Ir.la*) das Hautfeld, an dem die Kieme sitzt; von den beiden anderen stellt das größere (*Iris.la.pr1*) eine Verbindung zwischen *Iris.la.po* und dem Sternit des 3. Thoracomers her, während das kleinere (*Iris.la.pr 2*) von *Iris.la.pr 1* zu dem Panzerstück (*Pr.do*) des Tergites des 2. Thoracomers zieht (s. besonders Taf. 16, Fig. 12).

Die Wände des Coxale des 3. und 4. Maxillipeden (Taf. 16, Fig. 12) sind ähnlich gebaut wie die des Raubbeins (Taf. 18, Fig. 43—45). Die Unterschiede bestehen namentlich darin, daß die Vorderwand weniger häutig, mehr gepanzert ist, daß sich an der vorderen Gelenkseite nur eine Angel befindet, und daß einige Panzerstücke, besonders *Ir.me.di.an*, eine etwas andere Form und Lage haben. Das Hautfeld *Im.an.pr* der Vorderwand ist am 3. Maxillipeden schmäler, am 4. niedriger als am Raubbein; viel schmäler ist an beiden das Hautfeld *Im.po* der Hinterwand, da das mediale Panzerstück *Ir.me* viel weiter auf die Hinterwand reicht und den distalen Gelenkrahmen an dieser Stelle fast schließt. Die vordere Gelenkangel (Taf. 16, Fig. 9, *Gi.an*), die der *Gi.an.la* des Raubbeins entspricht, liegt etwa in der Mitte des Vorderrandes, die hintere (*Gi.po*) ihr ungefähr gegenüber, so zwar, daß die beiden Gelenkachsen jedes Beinpaares rostrad divergieren. Die Gelenke sind Scharniere vom Typus Cb. Das erwähnte Panzerstück *Ir.me.di.an* ist hier eine quere, fast bis zur Mitte der vorderen Gliedwand reichende Rippe (ähnlich wie am 5. Maxillipeden, s. Taf. 18, Fig. 38), die aber nicht direkt an den Panzer des Basale stößt, sondern mit ihm durch ein Panzerstäbchen (Taf. 18, Fig. 38, *Iris.di*) verbunden ist. Von den kleinen Panzerstücken im Lateralteil der Gelenkhaut des Raubbeins sind hier *Iris.la.an* und *Iris.la.po* zu *Iris.la* (Taf. 16, Fig. 12) verschmolzen.

Während das Coxale des 1.—4. Maxillipeden einen elliptischen Querschnitt hat, der so orientiert ist, daß die Längsachsen der Querschnitte der beiden Coxalia jedes Beinpaares rostrad konvergieren, hat das Coxale des 5. Maxillipeden einen Querschnitt von der Form eines rechtwinkligen Dreiecks, dessen kürzere Kathete der Mediane parallel ist (Taf. 15, Fig. 8; Taf. 16, Fig. 9). Das Glied hat also eine mediale, eine hintere und eine rostrolaterale, der Hinterwand des 4. Maxillipeden sich anlegende Wand; die mediale und hintere Wand des 5. Maxillipeden entsprechen zusammen der Hinterwand der vorderen Maxillipeden.

Die Panzerung des Coxale (Taf. 18, Fig. 37, 38) ist sehr ähnlich wie am 3. und 4. Maxillipeden; das Gelenk ist abweichend gebaut (Typus Ca). Der proximale Gelenkrahmen (Taf. 15, Fig. 8; Taf. 16, Fig. 9, 12) ist nur an der medialen und rostrolateralen Seite gepanzert, laterad und caudad geht die Gelenkhaut in die Bauchhaut des Thoracomers über. Die einzige Angel (Taf. 16, Fig. 9; Taf. 18, Fig. 38, *Gi*) liegt am lateralen Teile des Vorderrandes; hier ist die Gelenkhaut nicht nur an einem Punkte, sondern eine Strecke weit verkürzt, und da diese Strecke transversal liegt, so kann das Coxale sich nur um eine transversale Achse drehen, also rostrad und caudad pendeln; diese Bewegungen sind sehr viel ausgiebiger als die sehr beschränkten der vorderen Maxillipeden, da die Schwingung nach hinten durch nichts gehemmt wird. Eine Sicherung der Bewegungen bietet der mediane Sternalkiel (Taf. 16, Fig. 9, *Car*), auf dem das Coxale mit dem etwas überspringenden Rande seines medialen Panzers gleitet.

Einige Besonderheiten der kleinen Panzerstücke in der Gelenkhaut zeigen Taf. 16, Fig. 12; Taf. 18, Fig. 37, 38. Die Reihe von drei kleinen Panzerstücken, die von einem Fortsatz am proximalen Rande von *Ir.la* zur Kieme ziehen, und vielleicht auch ein Stäbchen *Iris.la.α*, sind wohl Rudimente von Homologa der an den vorhergehenden Maxillipeden als *Iris.la*, *Iris.la.pr 1* und *2* bezeichneten Stücke. Die Rippe *Ir.me.pr* im medialen Teil der Gelenkhaut berührt hier, ehe sie sich mit der Spitze an den Sternalkiel (*Car*) legt, das Panzerstück *Ir.la*, wodurch der distale Gelenkrahmen an dieser Stelle vervollständigt wird.

### 4g. Thoraxsegment 5.

Das 5. Thoraxsegment ist nur aus einem Teil des 5. Thoracomers entstanden; der Rest dieses Thoracomers, d. h. der Vorderteil des Medianstückes seines Sternites und die vordere Sternitrippe, ist mit den vorhergehenden Thoracomeren zum Vorderthorax verschmolzen. Es ist anzunehmen, daß der Sternitpanzer der vorderen Thoracomere vor ihrer Verschmelzung gebaut war wie der der hinteren Thoracomere, also aus einem

Medianstück mit jederseits zwei Rippen bestand, die das Beingelenk vorn und hinten einfaßten und sich lateral davon miteinander und mit dem Tergitpanzer vereinigten. Bei der Verschmelzung der vorderen Thoracomere verschwanden die hinteren Sternitrippen (wenn sich nicht etwa Reste davon in der vorderen der beiden auf der Ventralseite jeder Rippe hinziehenden Leisten erhalten haben; oben p. 477), und nur die Medianstücke mit den Vorderrippen blieben übrig und bildeten das ventrale Gerippe des Vorderthorax.

So ist nun auch vom 5. Thoracomer die vordere Sternitrippe mit den Rippen der vorhergehenden Thoracomere verschmolzen, aber von seinem Medianstück ist nur der Vorderteil an der Verschmelzung beteiligt, und die hintere Sternitrippe ist keineswegs verschwunden, vielmehr sehr groß. Das Medianstück des 5. Thoracomers besteht aus drei beweglich miteinander verbundenen Stücken (Taf. 15, Fig. 8; Taf. 16, Fig. 9, 10): einem vorderen (*Ir.me 1 Mp 5*), das zum Sternum des Vorderthorax gehört, einen medianen Kiel (*Car*) trägt und laterad in die ebenfalls zum Vorderthorax gehörige vordere Sternitrippe übergeht — aus einem mittleren Stück (*Ir.me 2 Mp 5*), das den Zwischenstücken (*Ir.me Mp 3—4* und *4—5*) der vorhergehenden Thoracomere entspricht — und einem hinteren Stück (*Ir.me 3 Mp 5*), das den hinteren Teil der Ventralwand des 5. Thoracomers einnimmt; zu beiden Seiten ist diesem hinteren Medianstück mit einer sehr engen Hautnaht die hintere Sternitrippe (*Ir.la.po Mp 5*) angefügt, die weiterhin in den ebenfalls starken Tergitpanzer übergeht. Der aus Medianstück, hinterer Sternitrippe und Tergit bestehende Panzergürtel des 5. Thoraxsegmentes ist nicht ganz kontinuierlich: außer der erwähnten Hautnaht zwischen Medianstück und hinterer Sternitrippe, die die Panzerstücke unbeweglich verbindet, hat auch das Medianstück selbst eine mediane Naht, die minder eng ist, sodaß die beiden Hälften des Medianstückes beweglich verbunden sind. Dies Medianstück geht rostrad in einen zweilappigen Fortsatz (*Pr.an*) aus, der in eine tiefe, trichterförmige Grube (*Fo*) hinabgeht und deren Hinterwand bildet. In der Vorderwand dieser Grube (die auf der Innenfläche der Bauchwand einen hohen Höcker bildet, s. Fig. 8) liegt das erwähnte Panzerstück *Ir.me 2 Mp5*, das mit seiner Vorderkante an den Sternalkiel (*Car*) stößt. Von diesen medianen Panzerstücken abgesehen, ist die Ventralwand des 5. Thoraxsegmentes vor dem Panzergürtel häutig und geht in die Gelenkhaut des 5. Maxillipeden über. Die Haut wird laterad enger, und an der engsten Stelle, etwa da, wo die Rippenbögen des Vorderthorax miteinander verschmelzen, liegen die angelartigen Vorrichtungen zur Regelung der Flexionen des Vorderthorax gegen das 5. Thoraxsegment.

In die Gelenkhaut sind hier nahe beieinander jederseits zwei Panzerstäbchen eingelegt (Taf. 15, Fig. 8; Taf. 16, Fig. 9, 12, *Ir. Gi 1* und 2), die mit dem einen Ende an den Panzergürtel des 5. Thoraxsegmentes (*Ir. Gi 1*) an den Vorsprung *Pr.la*, mit dem anderen Ende an den Rippenbogen des Vorderthorax stoßen. Das Gelenk zeigt den Typus A, aber modifiziert durch die Verdoppelung und den Bau der Angeln. Es erlaubt dem Vorderkörper gegen das 5. Thoraxsegment ausgiebige Drehungen um die transversale Verbindungsachse der beiden Angelpaare, besonders in dorsader Richtung, so daß der Vorderkörper sich beinahe senkrecht gegen den Hinterkörper aufrichten kann; aber der labile Bau der Angeln macht auch geringe laterade Drehungen um die Vertikalachse möglich.

### 4h. Thoraxsegment 6—8 und Pleonsegment 1—5.

Die dorsale Wand ist an den Mittelleibsegmenten (*Th. S VI—VIII*) etwas, an den fünf vorderen Pleonsegmenten (*Ab. S I—V*) viel ausgedehnter gepanzert als die Ventralwand (Taf. 17, Fig. 19—21). Der Vorderrand der Tergitpanzer ist ventrad übergebogen und bildet auf der Innenseite eine Randleiste (Taf. 17, Fig. 21, *Cr.tr.an*), die neben der Mediane flach ist, laterad stärker hervortritt und am höchsten ist, wo die dorsalen Apodeme (*Ap.do*) aus ihr entspringen. Hinter dieser Randleiste erhebt sich eine zweite, eigentümlich geschweifte Querleiste (Taf. 17, Fig. 21, *Cr.tr.po*), durch eine kurze Brücke mit der Basis der Apodeme verbunden; den Querleisten entsprechen auf der Außenfläche des Panzers Querrinnen (Monographie, Taf. 2, Fig. 7, *Fo. tr*) den Brücken kurze Furchen (ibid. *Inc* und *Fo*), die sich caudad bis zur Segmenthälfte fortsetzen. Vor der Randleiste *Cr.tr.an* liegt in der Gelenkhaut eine Reihe von Panzerinseln (*Iris.do*).

Der Panzer der Mittelleibsegmente bildet kontinuierliche Gürtel (Taf. 17, Fig. 18), deren Ventralwand jederseits von den Gelenköffnungen der Gehbeine durchbrochen ist (Taf. 17, Fig. 19, 20). Ein Grübchen außen auf der Ventralwand (Taf. 17, Fig. 20, *Fo*) zu beiden Seiten der Mediane entspricht der Wurzel der großen ventralen Apodeme (*Ap.ve*). In der Stammgelenkhaut liegt am Hinterrande des Ventralpanzers jederseits eine Panzerinsel (Taf. 17, Fig. 19, 20, *Iris.po*), die sich an der entsprechenden Stelle auch am 5. Thoraxsegment findet; auf der Innenfläche dieser Inseln entspringen am 1. und 2. Mittelleibsegment (*Th. S VI, VII*) Apodeme (*Ap.ve.po*); am 5. Thoraxsegment und 3. Hinterleibsegment entspringen diese Apodeme vom Panzerrande neben den Inseln, an *Th. S V* medial, an *Th. S VIII* lateral davon.

Die Gehbeingelenke sind Scharniere vom Typus Cb. Die ganz lateralen, querovalen Gelenkrahmen sind rings geschlossen; die Gelenk-

achsen liegen horizontal und ungefähr transversal (die lateralen Achsenenden etwas weiter hinten als die medialen). An den beiden Angeln jedes Gelenkes (Taf. 17, Fig. 18—20, *Gi.la*, *Gi.me*) hat der proximale Rahmen eine Leiste und der distale einen Höcker, auf dem die Leiste gleitet. Die Coxalia machen in diesen Gelenken Drehungen in ungefähr sagittalen Ebenen von 100—120 Grad.

Von der ventralen Wand der vorderen fünf Pleonsegmente (Taf. 17, Fig. 19, 20, 22) ist nur der kleinere Teil gepanzert, der größere wird von Häuten der Stammgelenke und von den Beingelenken eingenommen. Der ventrale Panzer hat etwa die Form eines Brillengestells. Von den vier Ecken des durch einen hohlen Mediankiel (*Car*) verstärkten Medianstücks gehen Spangen aus, die die Beingelenke umrahmen. Die dünnen vorderen Spangen (*Ir.an*) verbreitern sich lateral und geben einen lateraden Fortsatz (*Pr.la*) ab, der durch ein kurzes Panzerstück (*Iris.la*) mit dem Vorderrande des Tergitpanzers (vor dem Vorderende von *Cr.lo. 3*) in Verbindung steht; *Iris.la* ist mit *Pr.la*, wie mit dem Tergitpanzer, durch eine enge Haut verbunden, die kaum Beweglichkeit zuläßt. Es besteht also eine vordere schmale, ziemlich feste Brücke zwischen Sternit- und Tergitpanzer. Jedoch erreicht *Pr.la* am 1. Pleonsegment (Taf. 17, Fig. 20) den Tergitpanzer nicht, sondern endigt auf der häutigen Medialwand des beweglichen Vorderstückes (*Plr.an*) des Epimers. Nach Abgang von *Pr.la* biegt die vordere Sternitspange caudad, umrahmt das Beingelenk lateral und geht dann in die hintere Sternitspange (*Iris.po*) über. An die Lateralkante des Gelenkrahmens schließt eine Haut, die weiter laterad in die zarte Medialwand der Epimere umbiegt. In dieser Haut liegt ein dreizipfeliges Panzerstück, dessen hinterer Zipfel (*Proc.po*) sich bis zum Hinterrande des Segmentes fortsetzt und hier (medial von *Cr.lo 3*, s. Monographie, Taf. 2, Fig. 7) in den Tergitpanzer umbiegt. Der vordere Zipfel (*Proc.an*) stößt an den erwähnten *Pr.la* der vorderen Spange. Der mediade Zipfel (*Proc.me*) schiebt sich in einer Hautbucht bis an den Rand der hinteren Sternitspange und geht am 5. Pleonsegment (Taf. 17, Fig. 22) direkt in sie über. Es besteht also außer der erwähnten vorderen Brücke auch eine hintere zwischen Sternit- und Tergitpanzer; aber nur am 5. Segment setzt sich der Sternitpanzer direkt, am 1.—4. Segment mit einer häutigen Unterbrechung (am Ende von *Proc.me*) in den Tergitpanzer fort. Die hinteren Sternitspangen sind breiter als die vorderen. Der Bogen am Hinterrande des Medianteiles des Sternites ist am 5. Pleonsegment tiefer ausgeschnitten als an den vorderen Segmenten. Zu beiden Seiten des Bogens liegt (wie in den hinteren Thoraxsegmenten) in der Stammgelenkhaut am Panzerrande eine Panzerinsel (*Iris.po*), deren laterales Ende am

2., 3. und 4. Pleonsegmente mit dem Panzerrande verschmilzt, und die am 5. Segmente in zwei Stücke (*Iris.po 1, 2*) gespalten ist.

Die Coxalia der vorderen fünf Pleopoden drehen sich, wie die der Gehbeine, in ihren Gelenken um horizontale Transversalachsen und können rostrad und caudad so weit pendeln, daß ihre Flächen die Bauchfläche des Pleons berühren (Taf. 17, Fig. 19, 20, 22). Die proximalen Gelenkrahmen bilden ein breites, die distalen ein enges Oval, sodaß die Gelenkhäute vorn und hinten in der Gelenkmitte sehr weit sind. Der Vorderrand des proximalen Gelenkrahmens ist ein flacher Bogen; der Hinterrand ist an seinem lateralen Teile tiefer ausgeschnitten; auf seinem medialen, fast geraden Teil erhebt sich eine Crista (*Cr*), die laterad in einen flachen Knopf übergeht; Leiste und Knopf gehören zur medialen Gelenkangel.

Von der Wand der Coxalia ist nur der distale Teil kontinuierlich gepanzert; der proximale Teil ist zum Teil häutig, und Panzerstücke in der Haut dienen zur Vervollständigung des distalen Gelenkrahmens (Taf. 19, Fig. 61—64). An den beiden größten von diesen Panzerstücken (*Ir.po.me*, *Ir.an.la*) sind die Gelenkangeln angebracht. *Ir.po.me* nimmt fast die ganze Breite der vorderen Gelenkseite ein, bildet beim Übergang auf die Medialseite einen kappenartigen Vorsprung (Taf. 19, Fig. 63, *Pr.po.me*), tritt auf die vordere Gelenkseite über und legt sich mit seinem Ende (Taf. 19, Fig. 62, *Pr.an.me*) eng und unbeweglich an den Panzer der vorderen Gliedwand. Auf der Innenfläche dieses Panzerstückes findet sich eine Rinne und Grube, in die die erwähnte Leiste (Taf. 17, Fig. 20, *Cr*; Taf. 19, Fig. 61, 63, *Cr*) an der hinteren Sternitspange paßt: die mediale, auf die Hinterseite des Gelenkes gerückte Angel. Das andere Panzerstück (*Ir.an.la*), größtenteils auf der Vorderseite gelegen, zieht über die laterale nach der hinteren Gelenkseite, wo es an einen Zipfel von *Ir.me.po* stößt; auf der lateralen Seite (Taf. 19, Fig. 64) schiebt es sich zwischen Glied- und Sternitpanzer; es trägt hier an der Gliedseite einen Knopf (*Tu.di*), der in eine Grube (*Fo*) des Gliedpanzers paßt, auf der proximalen Seite aber ausgehöhlt ist und eine Pfanne bildet, in die wiederum ein Knopf (*Tu.pr*) des Sternitpanzers paßt; bei den Drehungen des Coxale gleiten beide Knöpfe in ihren Pfannen. Die Ruderbeingelenke sind also Scharniere vom Typus Cb mit caudad verlagerter medialer und eigentümlich gebauter lateraler Angel.

### 4i. Pleonsegment 6 und Telson.

Der Tergitpanzer des 6. Segmentes ist dem der anderen Pleonsegmente ähnlich; doch ist der Vorderrand tiefer konkav, die Gelenkhaut also weiter, und die inneren Querleisten hinter diesem Rande sind dicker als dort.

Dagegen ist der ventrale Panzer des 6. Segmentes (Taf. 17, Fig. 22) eine kräftige Platte mit einer Innenleiste längs des Vorder- und Hinterrandes. Sie geht vorn jederseits durch eine breite Brücke (*Pr.an.la*) in den Tergitpanzer über und ist auch hinter dem Beingelenk mit ihm durch eine dünne Spange (*Pr.po.la*) verbunden, die an einen Ausläufer des Tergitpanzers tritt. Das Gelenk zwischen dem 6. und 5. Segment hat auf der dorsalen und ventralen Seite eine weitere, das Gelenk zwischen dem 6. Segment und dem Telson eine engere Gelenkhaut als die vorhergehenden Stammgelenke. Das Telson hat einen dicken, nur am After unterbrochenen Panzer.

Das auf die Lateralfläche des Segmentes gerückte Uropodgelenk Taf. 17, Fig. 22; Taf. 20, Fig. 83—85) hat kontinuierliche und solide gepanzerte, nierenförmige Rahmen; nur der hintere Teil des proximalen Rahmens ist dünner und durch eine enge Hautnaht (bei *Pr.po.la*) unterbrochen. Auch die Gelenkhaut ist dick und derb; die kleinen Panzerinseln darin sind Ansatzstellen von Apodemen. Das Gelenk hat den Typus Bb. Vom ventralen Teil des proximalen Rahmens geht ein starker Zapfen (*Pr. Gi*) weit in die Gelenköffnung hinein; sein kugeliges Ende bildet den Knopf der Angel; die Pfanne liegt in einer Bucht des ventralen Teiles des distalen Rahmens (*Fo. Gi*); außen am Eingang in diese Bucht hat der Gliedpanzer einen Höcker (*Tu*); bei ventrader Drehung des Protopodites um die Längsachse des Gelenkes legt sich der Höcker in eine Kerbe (*Fo*), die den proximalen Gelenkrahmen an der Basis des Angelzapfens furcht, und hemmt diese Drehung. Ausgiebiger sind die Drehungen des Protopodites um die kleinere, dorsoventrale Gelenkachse, die fast 90 Grad betragen können.

### 4k. Gelenke zwischen den freien Rumpfsegmenten.

Die Gelenke zwischen den Segmenten von *Th. S V* bis *Ab. S V* sind nach Typus A gebaut; die Gelenke zwischen den beiden hintersten Pleonsegmenten und dem Telson sind dagegen Scharniere vom Typus Cb, deren lateral gelegene Angeln je am vorderen Segment mit Knopf (Taf. 17, Fig. 22; Taf. 20, Fig. 83, *Proc. Gi*), am hinteren mit Pfanne (*Fo. Gi*) versehen sind. Daher können nur jene Segmente sich auch in der Horizontalebene gegeneinander beugen; diese Beweglichkeit, die dem Rumpf eine nicht geringe laterade Krümmung erlaubt, nimmt in der Reihe der Segmente von vorn nach hinten ab und fehlt in den hinteren Scharnieren natürlich ganz. Stärkere Drehungen als in der Horizontalebene können die Segmente gegeneinander in der Sagittalebene ausführen, da die dorsalen und ventralen Teile der Gelenkhäute weiter sind als die lateralen. Die

dorsade Flexion der Segmente ist wiederum geringer als die ventrade; immerhin wird bei dorsader Flexion aller Mittelleib- und Pleonsegmente ihre Rückenfläche stark konkav (der Radius der Einkrümmung ist etwa halb so lang wie die Länge dieser Segmente zusammen). Der Maximalbetrag der ventraden Flexion zwischen je zwei der Mittelleib- und vorderen fünf Pleonsegmente ist etwa ein halber Rechter; größer ist er (fast ein Rechter) zwischen dem 5. und 6. Segment, kleiner zwischen dem 6. Segment und dem Telson.

## 5. Endoskelet der Stammsegmente und der mit ihnen artikulierenden Glieder.

Das Augensegment (Taf. 15, Fig. 1, 3) hat nur dorsale Apodeme: einen medianen kleinen Höcker (*Ap.do.me*) an *Ir.do.me 1* (oben p. 468) und zwei Paar dorsolaterale. Die vorderen (*Ap.do.la.an*) sind häutige, am Ende etwas zerfaserte caudade Bänder, die in einer kleinen Bucht am Hinterrande des Panzerstückes *Ir.do.la* entspringen. Die hinteren dorsolateralen Apodeme (*Ap.do.la.po*) gehen vom Hinterrande von *Ir.do* ab und sind den vorderen ähnlich; an ihrem Grunde sitzen einige kleine zerfaserte Apodemlamellen. Außerdem springt der Hinterrand der ventralen Panzerplatte (*Ir.ve*) in der Mediane apodemartig nach hinten vor.

Von der Gelenkhaut jedes Augengelenkes geht ein kleines, schmales häutiges Apodemband ab, und zwar von der vorderen (medialen) Gelenkseite, aber etwas ventral (und daher auf Taf. 15 in Fig. 3 nicht mehr zu sehen). Ferner ragt von der Dorsalseite in das Gelenk ein eigentümlicher harter, lappiger Apodemhöcker (*Ap.do.Om*) hinein, der an dem einen Ende mit dem Augenpanzer, an dem anderen Ende mit der lateralen Spitze des Segmentpanzerstückes *Ir.do.la* beweglich verbunden ist.

Das Antennulensegment (Taf. 15, Fig. 1, 3) hat ein medianes ventrales Apodem (*Ap.ve.me*) und je ein Paar dorsaler und lateraler Apodeme. *Ap.ve.me* ist ein paariger harter, am Ende zerfaserter Zapfen am Hinterrande der ventralen Panzerplatte (*Ir.vent*). Die Leiste (Taf. 15, Fig. 3, *lar*) am Hinterrande der dorsalen Panzerplatte (*Ir.la.do*) hat zu beiden Seiten der Hautnaht *Im.do* einen rauhen Höcker: *Ap.do.subm.* Das laterale Apodem (*Ap.la*) ist weitaus das längste unter sämtlichen Apodemen von *Squilla*; es entspringt an der Einschnürung des lateralen Segmentpanzers und besteht aus einem harten, unbeweglich mit dem Panzer verbundenen (caudaden, etwas medioventraden) Basalstücke und einem langen, schmalen häutigen Bande, das bis zur Mitte der Schildlänge reicht.

An der Haut des Antennulengelenkes (Taf. 15, Fig. 3; Taf. 17, Fig. 23) inserieren drei häutige, sämtlich distade Apodeme: ein dorsales (*Ap.do.Anl*), nahe dabei ein mediales und ein ventrales (*Ap.ve.Anl*).

Der vordere Teil des Mundsegmentes hat Apodeme nur am Antennengelenk (Taf. 15, Fig. 3; Taf. 17, Fig. 28; Taf. 18, Fig. 32): *Ap.an.An* und *Ap.po.An*; beide sind kurz und häutig und entspringen mit harter Basis an der Gelenkhaut dicht am Basipoditpanzer, *Ap.an.An* am vorderen Teil der dorsalen Gelenkseite, *Ap.po.An* an der Hinterseite, wo *Im.po.ve* in die Gelenkhaut mündet.

Unter den Apodemen des hinteren Teiles des Mundsegmentes zeichnet sich das Mandibel-Endophragma durch Größe und Kompliziertheit des Baues aus (Taf. 15, Fig. 1; Taf. 16, Fig. 13—17). Es besteht aus jederseits einer starken, kantigen, zum Teil gekrümmten Platte, deren Basis die schräg über die Lateralwand des Mundsegmentes hinziehende Doppelleiste (Taf. 16, Fig. 14, *Cr.ans*; oben p. 471) ist; die Furche, die die Leiste der Länge nach durchzieht und dadurch verdoppelt, ist der Rest der Integumenteinstülpung, aus der die Platte des Endophragmas hervorging. Von dieser Basis aus wendet sich nun jede dieser beiden Platten (*Pr.bas*) caudomediad (wobei die Platte mit ihrer Ebene etwa vertikal steht und ihre konvexe Fläche rostromediad, ihre konkave Fläche caudolaterad kehrt) und gabelt sich dann in einen dorsaden (*Pr.do*) und einen mediaden (*Pr.me*) Fortsatz. Indem nun *Pr.do* sich fest an den Tergitpanzer legt und *Pr.me* mit dem gleichnamigen Fortsatz der Gegenseite verwächst, entsteht ein Endophragma, das an zwei ventralen und zwei dorsalen Stellen mit dem Segmentpanzer zusammenhängt und von vier Öffnungen, einer ventralen (breit und niedrig), einer dorsalen und zwei lateralen, durchbrochen ist. Die, wie erwähnt, konkave laterocaudale Fläche jeder Platte ist durch eine vertikale Leiste (*Cr.po.la*) in ein laterales und mediales Feld abgeteilt; der ventrale Teil des medialen Feldes ist auch am ventralen und medialen Rande von hohen Leisten (*Cr.ve*, *Cr.subm*) eingefaßt und seine Konkavität daher besonders tief; sie vertieft sich mediad noch mehr und geht schließlich in ein Rohr über, das vom *Pr.me* gebildet wird, indem die konkave Platte dieses Fortsatzes sich caudad zusammenbiegt. Obwohl nun der *Pr.me* mit dem der Gegenseite verwächst, kommuniziert sein Lumen doch nicht mit dem gegenseitigen, sondern ist durch eine Chitinmembran in Form einer Kuppe gegen die Mediane hin abgeschlossen; zwischen beiden Kuppen, in die von der lateralen Seite her Muskeln treten, bleibt ein leerer medianer Raum. Die Verwachsung der Wand der beiden röhrenförmigen *Pr.me* miteinander ist so innig, daß sie auch von Kalilauge nicht gelöst wird; es muß indessen angenommen werden, daß bei Häutungen der Endophragmabogen an dieser Stelle gesprengt wird. Lockerer ist die Verbindung der *Pr.do* mit der Tergitwand (sie löst sich schon bei der Maceration); doch

wird ihre Festigkeit dadurch erhöht, daß die dorsade Platte sich nicht etwa einfach mit ihrer terminalen Kante an die Tergitwand legt, sondern daß sie am Ende ringsum in eine flache, lappige Lamelle (*Pr.term*) ausgewachsen ist, die mit ihrer ganzen Fläche innig am Tergitpanzer adhäriert. Die Adhäsionsstellen der *Pr.term* liegen medial von den Angeln der Mandibelgelenke, in dem rostromedialen Winkel, den die Cervicalfurche (s. Monographie, Taf. 2, Fig. 6, *Fo. tr*) mit der Längsfurche des Schildes bildet.

An dem Mandibel-Endophragma finden sich folgende Apodemfortsätze: *Ap.me.do*, an der mediorostralen Fläche von *Pr.do*, ist starr, nur am verbreiterten Ende häutig und am Endrande zerfasert; es geht zunächst mediad (etwas rostrad) und knickt dann rostrad (etwas ventrad) um. Das caudade *Ap.po* besteht aus einer harten Basis und einem Büschel spitzer häutiger Lamellen und entspringt vom ventralen Ende der erwähnten Leiste *Cr.subm*, etwa da, wo sie in die ventrale Randleiste *Cr.ve* umbiegt. Das kleine *Ap.ve.subm* sitzt an der Ventralseite von *Pr.me.* Endlich ist das verbreiterte laterale Ende der Leiste *Cr.ve* von einem Kranze häutiger, nur an der Basis harter Apodemlamellen (*Ap.ve*) besetzt, die in die Mandibelhöhle hineinragen.

An der häutigen Ventralwand des Metastoms (Taf. 16, Fig. 11), zwischen *Ir.di* und *Ir.la*, sitzt das Apodem *Ap.Lab.po*, ein harter mediodorsader Stiel mit einer caudaden Lamelle an der Hinterkante und mit einem terminalen Knopf.

Als Maxillen-Endophragma könnte man das Apodem bezeichnen, das sich auf dem medialen Teil der Rippe des Maxillensternites erhebt (Taf. 15, Fig. 8; Taf. 16, Fig. 11, *Ap.Mx*). Es ist jederseits eine harte Platte von der Form eines Buchdeckels mit mediadem Rücken (die Basis der Platte ist also **U**-förmig, Taf. 16, Fig. 11); die lateraden Deckelränder sind zerfasert. Am Ende geht die Platte in einen mediaden, am medialen Rande zerfaserten Fortsatz aus; die Fasern schieben sich zwischen die der Gegenseite, und so entsteht ein endophragmaartiges Tor, dessen Bau freilich sehr viel einfacher und dessen dorsaler Schluß viel lockerer ist als beim Mandibel-Endophragma.

Zwischen dem Maxillen-Endophragma und der Gelenkangel (*Gi*) der Vordermaxille hat die Rippe des Maxillensternites einen Höcker mit einer caudaden Apodemlamelle (Taf. 15, Fig. 8; Taf. 16, Fig. 11, *Ap.Mx.la*).

In der Nähe der Falte, mit der die Lateralwand des hinteren Abschnittes des Mundsegmentes in die Innenwand der Schildpleuren umbiegt (p. 469), finden sich jederseits drei Apodeme (Taf. 15, Fig. 6, 8). Das vorderste von ihnen (*Ap.lat 1*) ist ein ventromediades Band, das an der Wand des p. 473 beschriebenen Schleifenwulstes (*Tu.an*) entspringt (zwischen dem lateralen Ende der Rippe des Maxillensternites und dem

gepanzerten Teile der Wulstwand) und wenigstens bis zur Gelenkangel der 1. Maxille reicht; es ist am Grunde hart und am Ende zerfasert. Die beiden andern Apodeme (*Ap.lat 2*, *Ap.lat 3*) entspringen am medialen Rande des Panzerstückes *Ir.do.an* (das die Wand des Nierenwulstes dorsal begrenzt und zum Tergit des Maxillenmetamers gehört, s. oben p. 473); das kleine *Ap.lat 3* ist ein harter Zapfen; das größere *Ap.lat 2* ist eine nur am Grunde harte, breite Lamelle, deren Fläche ungefähr in die Transversalebene fällt.

Die Mandibel hat an dem (den distalen Gelenkrahmen bildenden) Rande, der ihre große Öffnung umgibt, zwei Apodeme (Taf. 18, Fig. 33), die am medialen Teile des vorderen (*Ap.an.Mnd*) und hinteren (*Ap.po.Mnd*) Randstücks beweglich ansitzen; sie haben einen harten Stiel, der sich zu einer weichen zerschlitzten Lamelle verbreitert. *Ap.an.Mnd* steigt dicht hinter der Wurzel des Mandibel-Endophragmas schräg (laterocaudad) dorsad auf; das längere *Ap.po.Mnd* geht lateral vom Endophragmaapodem *Ap.po* dorsad und reicht fast bis zur dorsalen Segmentwand; die Ebene seines Lamellenfächers liegt sagittal.

Die Vordermaxille hat fünf lamellöse Apodeme (Taf. 18, Fig. 42; Taf. 16, Fig. 11), die von häutigen Teilen der Gliedwände, aber nahe am Rand von Panzerstücken, abgehen: *Ap.po* entspringt etwa in der Mitte der hinteren Gliedwand, *Ap.an.di* und *Ap.po.di* an der medialen Seite an der Haut zwischen den beiden Enditen, das schmale *Ap.an.pr* von der Vorderwand des proximalen Endites (*Lo.pr*) und das kurze, breite *Ap.pr.Mx 1* an der Rumpfgelenkhaut medial von der Gelenkangel.

Das Coxale der hinteren Maxille hat nur ein Apodem (Taf. 18, Fig. 40, *Ap.po*), eine schmale laterade Lamelle, die an der hinteren Gliedwand nahe am proximalen Zipfel von *Ir.me.po* entspringt.

Die Sternitrippen des folgenden, aus den vorderen Thoracomeren verschmolzenen Segmentes sind mit einer Menge von Apodemen besetzt (Taf. 15, Fig. 1, 8; Taf. 16, Fig. 9).

Auf der Rippe des Putzbeinmetamers (*Ir.lat.Mp 1*) sitzen dicht beieinander, ungefähr hinter der Mitte des Maxillengelenkes, zwei Apodeme. *Ap.α 1* besteht ähnlich wie das Apodem des Maxillensternites (*Ap.Mx.la*) aus einem harten, von einer Leiste der Rippe dorsad abgehenden Zapfen und einer kleinen terminalen Lamelle; *Ap.ve*, eine kleine laterocaudade Lamelle, entspringt von der Segmenthaut dicht am Hinterrande der Rippe.

Die Apodeme an den Rippen des 2.—5. Thoracomers stehen größtenteils in jederseits drei Längsreihen; ich bezeichne sie, von der Mediane ausgehend, mit $\alpha$, $\beta$, $\gamma$ und je nach ihrer Zugehörigkeit zu den Metameren mit *2*, *3*, *4*, *5*.

Die beiderseitigen $\alpha$-Reihen (*Ap.α 2—5*) konvergieren caudad. Die Apodeme sind harte, platte Zapfen (nur *Ap.α 2* hat eine kleine Lamelle), die nahe am medialen Ende der Maxillipedengelenke von den Rippen abgehen: *Ap.α 2* caudad (es reicht fast bis zur nächsten Rippe), *Ap.α 3* und *4* dorsocaudad und etwas laterad, *Ap.α 5* dorsolaterad. *Ap.α 3* ist das größte unter diesen Apodemen.

Die beiderseitigen $\beta$-Reihen sind ungefähr parallel. Von diesen Apodemen sitzen an jeder Rippe (mit Ausnahme der des 3. Thoracomers) zwei, ein rostrades (*Ap.β.an*) am Vorderrande, ein caudades (*Ap.β.po*) am Hinterrande der Rippe; an der Rippe des 3. Thoracomers fehlt *Ap.β po*. Alle diese Apodeme haben einen harten Stiel, der sich zu einer häutigen, terminal zerfaserten Lamelle verbreitert, oder auch, wie *Ap.β 2 an*, in zwei Lamellen (*Ap.β 2 an.me* und *la*) spaltet. Die Ebenen der Lamellen liegen fast horizontal. Die größten Apodeme sind *Ap.β 5 an* und *Ap.β 2 po*; sie reichen wenigstens bis zur zweitnächsten Rippe.

Ebenfalls parallel sind die beiden $\gamma$-Reihen; sie sitzen schon lateral von den Gelenkmitten der Maxillipeden, die hinteren nahe an deren lateralem Rande. Jede Rippe hat ein *Ap.γ*, nur die des 2. Thoracomers hat zwei (*Ap.γ 2 an* und *po*, die zudem die größten sind. Die *Ap.γ* sind, wie die *Ap.β*, harte Platten oder Zapfen; das dreikantige *Ap.γ 2 an* trägt an der Spitze ein rostrades Band (*Ap.γ 2 ant*).

Sieht man in das Innere des sternalen Thoraxskeletes, so fällt auf, daß die Gelenköffnungen der Maxillipeden durch die Apodeme in hohem Maße versperrt werden (Taf. 15, Fig. 8); besonders sind es die rostraden und caudaden *Ap.α* und *β*, die den mittleren Teil der Gelenköffnungen des 3. und 4. Maxillipeden verdecken, und auch der mediale Teil des Raubbeingelenkes hat nur einzelne freie Durchgänge.

Außerhalb der drei Längsreihen finden sich an den Rippen noch folgende Apodeme (Taf. 15, Fig. 8; Taf. 16, Fig. 9). Von der Vorderseite der Rippe des 3. Thoracomers (*Ir.lat.Mp 3*) ragen zwei Apodeme in das Raubbeingelenk hinein: das breite kurze *Ap.po.me.Mp 2* am medialen Teil der Rippe und das längere *Ap.po.la.Mp 2* nahe bei der hinteren Gelenkangel des Raubbeins, beide häutig und am Ende zerfasert. Dem zweiten Apodem entspricht an der Vorderseite der folgenden Rippe das kleine, häutige, zerfaserte *Ap.po 3*, das an der hinteren Gelenkangel des 3. Maxillipeden sitzt. Dicht unter der hinteren Gelenkangel des 3. und 4. Maxillipeden entspringen außerdem die häutigen, zerfaserten *Ap.po.Mp 3* und *Ap.po.Mp 4*, und lateral davon ein kurzer, harter Zapfen. Endlich sitzt in dem häutigen Winkel zwischen der vorderen und medialen Gliedwand des Coxale des 4., 5. (und meist auch 3.) Maxillipeden (an

der Gelenkhaut, aber dicht an der Sternitrippe) das häutige *Ap.me 4* und *5*.

Der hintere, selbständig gebliebene Abschnitt des 5. Thoracomers (Taf. 15, Fig. 8; Taf. 16, Fig. 9, *SV*) hat jederseits sechs Apodeme. Drei davon gehören dem vorderen Teil der ventralen und lateralen Segmentwand an. Das rostrolaterade *Ap.ve.subm* entspringt dicht an der rostrolateralen Ecke des Panzerstückes *Ir.me 2 Mp 5* (p. 481), das an der Basis ebenfalls harte und weiterhin lamellöse *Ap.ve.la* neben dem lateralen Ende von *Iris.la.a* (p. 480, Taf. 16, Fig. 12); das harte, mediocaudade *Ap.la* sitzt nahe der Angel des Gelenkes mit dem vorhergehenden Segment, und zwar auf dem Panzerstück *Ir. Gi 1* (p. 482, Taf. 15, Fig. 8; Taf. 16, Fig. 12). Die anderen drei Apodeme (Taf. 17, Fig. 19, 21, *Ap.do.subm*, *Ap.ve*, *Ap.ve.po*) bilden den Anfang von drei Reihen homonomer Apodeme in den folgenden Segmenten (unten p. 492); *Ap.ve* ist freilich nur ein Rudiment der großen *Ap.ve* der hinteren Segmente, und die Reihe der *Ap.do.subm* wird erst im 1. oder 2. Pleonsegment fortgesetzt.

Von den Apodemen des Coxale der Maxillipeden wurden *Ap.po.Mp 3, 4* und *Ap.me 3, 4, 5* schon p. 490 erwähnt. Außerdem geht von dem häutigen proximalen Teile der hinteren Gliedwand des Putzbeines das Apodem *Ap.me.po* ab (Taf. 15, Fig. 8; Taf. 18, Fig. 35), und die sogleich zu erwähnende Crista (*Cr.po*) an der Innenfläche der Hinterwand des Raubbeines trägt am proximalen Ende das häutige, zerfaserte *Ap.po* (Taf. 18, Fig. 46).

Dem Coxale aller Maxillipeden ist eine Einrichtung eigentümlich, die dazu dient, den am Putzbein dünnen, an den folgenden Beinen durch häutige Lücken unterbrochenen Gliedpanzer zu befestigen. Es sind Cristen (Taf. 18, Fig. 36, 46, *Cr.an*, *Cr.po*), die auf der Innenfläche des Panzers den Furchen entsprechen, die auf der Außenseite des Panzerstückes *Ir.la* entlang ziehen (Taf. 18, Fig. 34, 35, 37, 38, 43, 44, *Fo.an*, *Fo.po*). Die Crista der hinteren Gliedwand (*Cr.po*) erhebt sich am distalen Ende zu einem langen, meist proximad übergebogenen (nur am Raubbein mehr senkrecht abstehenden) Fortsatz (*Pr.po*), der sich mit seinem zackigen Ende eng an die gegenüberliegende Gliedwand legt, und zwar dicht unter einem ebenfalls zackigen oder lappigen (am Putzbein durch einen einfachen Höcker vertretenen), aber kürzeren Fortsatz (*Pr.an*) der Vorderwandcrista (*Cr.an*); die Verbindung der gegenüberliegenden und sich berührenden Zacken und Lappen beider Fortsätze ist innig, löst sich aber bei der Maceration. Die Apodeme des Mittelleibes (Thoraxsegment 6—8) und Pleons gehören der Dorsal- und Ventralwand der Segmente an Die meisten entspringen am gepanzerten Wandstücke

und haben ein starres, dickeres Basalstück, das terminale oder randständige (selten fehlende) häutige Lamellen trägt (Taf. 17, Fig. 18, 19, 21, 22).

An der Dorsalwand von Thoraxsegment 6—8 und Pleonsegment 1—5 sitzen in zwei parallelen Reihen die langen *Ap. do* (Taf. 17, Fig. 18, 21), je ein Paar in jedem Segment. Sie gehen von der Vorderrandleiste (*Cr.tr.an*) der Segmentpanzer ab; auf der Außenfläche ist ihre Ursprungsstelle kenntlich an der Kerbe (*Inc*) der Thorax- und an der Furche (*Fo*) der Pleonsegmente (oben p. 482). Die *Ap.do* reichen bis unter die halbe Segmenthöhe, sodaß ihre Spitze der Ventralwand näher ist als der Dorsalwand; an den drei Thoraxsegmenten sind sie kräftiger chitinisiert als im Pleon und sind gegen den Segmentrand unbeweglich; in den Plenosegmenten sind sie dagegen mit dem Segmentrande durch eine Haut verbunden, daher gegen ihn beweglich, und sind von der ventralen Richtung weniger stark mediocaudad abgelenkt als in den Thoraxsegmenten. Überall sind die *Ap.do* harte, platte Gräten; eine Kante (in den Thoraxsegmenten ist es die rostrad, in den Pleonsegmenten die mediad gekehrte) hat einen ungeteilten, verdickten Rand; die gegenüberliegende Kante trägt eine zerfaserte oder zackige Lamelle, die in den Thoraxsegmenten breiter ist als im Pleon, und Gleiches gilt von der zerfaserten terminalen Lamelle. In Pleonsegment 2—6, selten auch in 1, bilden die p. 482 erwähnten *Iris.do* die Basis der kurzen *Ap.do.subm* (Taf. 17, Fig. 21).

Von ventralen Apodemen (Taf. 17, Fig. 19, 22) haben Thoraxsegment 6—8 und Pleonsegment 1—5 jederseits 3, die wie die dorsalen Apodeme in ungefähr parallelen Längsreihen stehen; durch alle acht Segmente hindurch gehen aber nur die *Ap.ve* und *Ap.ve.po*, während die *Ap.ve.la* den Thorax-, die *Ap.ve.an* den Pleonsegmenten eigentümlich sind.

Der Mediane zunächst (und ungefähr in der Hälfte der Segmentlänge) wurzeln die großen platten *Ap.ve* in den Thoraxsegmenten über dem Grübchen *Fo* (Taf. 17, Fig. 20), in den Pleonsegmenten hinter dem medialen Stück des hinteren Beingelenkrahmens. Die *Ap.ve* sind in den Pleonsegmenten so stark rostrad geneigt, daß man ihre Flächen als dorsal und ventral bezeichnen kann; in den Thoraxsegmenten sind sie weniger stark geneigt und zugleich so gedreht, daß ihre ventrale Fläche sich laterad, ihre dorsale Fläche sich mediad kehrt (ihre beiden Kanten daher als medioventral und laterodorsal zu bezeichnen sind). Auch die Form der *Ap.ve* ist in den Pleonsegmenten etwas anders als in den Thoraxsegmenten; dort haben sie ein breites hartes Basalstück, das an der medialen Kante in einen harten Fortsatz mit terminalen Hautlamellen ausgeht; in den Thoraxsegmenten ist die medioventrale Kante der Apodeme ver-

steift, die laterodorsale Kante mit einer zerfaserten Lamelle versehen und das terminale (rostrade) Ende zerfasert. — In Thoraxsegment 6—8 schieben sich die terminalen Zotten der *Ap.do* zwischen die Zotten der laterodorsalen Kante der *Ap.ve* und verwachsen mit ihnen durch Bindegewebe; wenn man in die skelettierten Segmente von vorn hinein sieht (Taf. 17, Fig. 18), so bemerkt man daher, daß die *Ap.do* und *Ap.ve* in jedem Segment jederseits einen schrägen Pfeiler bilden.

Die *Ap.ve.po* (Taf. 17, Fig. 19, 22) entspringen am Hinterrande der Segmentpanzer, in Thoraxsegment 6 und 7 und in Pleonsegment 5 an den p. 482 beschriebenen *Iris.po*, sonst lateral davon am Sternalpanzer selbst. Sie bestehen meist aus einer Querreihe häutiger Zotten (im 5. Pleonsegment ist die Reihe besonders breit), nur in Thoraxsegment 6 und 7 sind es lange, lateral etwas versteifte, medial und terminal zerfaserte Lamellen.

Die *Ap.ve.la* der Mittelleibsegmente (Taf. 17, Fig. 18, 19) sind kurze, platte, harte Zapfen zwischen Beingelenk und Hinterrand des Segmentpanzers.

Die kleinen *Ap.ve.an* (Taf. 17, Fig. 19, 22) sitzen in Pleonsegment 1—5 am medialen Stück des Vorderrandes der Beingelenke, versteckt unter den Vorderenden der *Ap.ve.*

Das 6. Pleonsegment hat nur die erwähnten *Ap.do.subm*, und das Telson hat überhaupt keine Apodeme.

Aus dem Gelenk der Gehbeine (Thoracopod 6—8) ragen mehrere Apodeme in die Rumpfhöhle hinein, von denen aber nur die drei in Taf. 17, Fig. 19 gezeichneten zu diesem Gelenk gehören; sie gehen von der Gelenkhaut ab, nahe am Rande des Panzerringes des Coxale. Es sind breite, häutige, am Grunde harte Lamellen; eine (*Ap.an*) entspringt an der vorderen, zwei (*Ap.do*) an der hinteren Gelenkseite; das basale Stück von *Ap.an* ist mit der Gelenkhaut verwachsen.

Eine größere Zahl von Apodemen findet sich an den Gelenken der Schwimmbeine (Pleopod 1—5). Am lateralen Teile der Vorderwand der Protopodite, an der Haut zwischen *Ir.an.la* und dem Gliedpanzer, entspringt das häutige *Ap.ant*, das die Form einer Tüte mit zerschlitztem Rande hat (Taf. 17, Fig. 22, Taf. 19, Fig. 62). Die in die hintere Gelenkhaut eingelagerte Panzerinsel *Iris.po.pr* ist die Basis einer transversalen Reihe von häutigen Lamellen (Taf. 19, Fig. 61, *Ap.po.pr*), die lateromediad an Länge zunehmen. Der Panzerstreifen *Ir.po.me* trägt auf seiner Innenfläche eine Leiste, die sich am lateralen Ende zu einem harten, distaden Apodemzapfen (Taf. 19, Fig. 61, *Ap.po.la*) erhebt und medial davon die Querreihe der häutigen *Ap.post* trägt. Endlich sitzen mitten auf der

hinteren Gliedwand ein oder zwei sehr kleine, am Grunde harte, terminal zerfaserte Apodeme (Taf. 19, Fig. 61, *Ap.po.di*). Anordnung und Form all dieser Apodeme ist an allen Schwimmbeinen fast die gleiche.

An der Gelenkhaut des Uropods (Taf. 17, Fig. 22) entspringen fünf häutige, am Grunde harte Apodeme nahe am Rande des Gliedpanzers. Am Vorderende des Gelenkes sitzen dicht übereinander *Ap.an.do* und das in zwei Lamellen gespaltene *Ap.an.ve*; ebenfalls nahe beieinander sitzen an der hinteren Gelenkseite auf kleinen Panzerinseln *Ap.post* und das gespaltene *Ap.post.la*, und an der dorsalen Gelenkseite sitzt ebenfalls auf einer Panzerinsel *Ap.dors*.

### 6. Exo- und Endoskelet der Gliedmaßen; Gliedgelenke.

Die Augen haben eine sehr dicke Cuticula; die des Stieles ist hart, die der Kuppe weicher, lederartig; an der ventralen Seite, besonders an der Einschnürung, ist der Stielpanzer am dicksten. An der medialen Seite wird die Stielwand von einem weiten Porus durchbohrt. Die Facetten der Cornea sind ziemlich regelmäßige Sechsecke, doch sind ihre der Längsachse der Augenkuppe parallel laufenden Seiten im ganzen länger als ihre übrigen Seiten, wodurch der Eindruck entsteht, als ob die Facetten in quer über die Kuppe ziehenden Reihen angeordnet seien; zwei solcher Querreihen füllen die Querfurche der Kuppen aus; ihre Facetten sind breiter als die anderen.

Die Wand der Antennulen-Glieder ist überall kontinuierlich gepanzert; nur das 1. Schaftglied hat ein kleines, ovales, trommelfellartiges, häutiges Feld (Taf. 15, Fig. 2, *Im.do.me*) in der dorsomedialen Wand, etwas proximal vor der Gliedmitte. Die Gliedgelenke (Taf. 17, Fig. 25, 26) zeigen den Typus A, die zwischen den Schaftgliedern nähern sich jedoch dem Typus Ba. Die Gelenkhaut zwischen den Schaftgliedern ist an der lateralen Seite, wo der distale Rand der Gliedpanzer tief eingebuchtet ist, sehr weit, und so können sich die Glieder laterad so weit flektieren, daß sie miteinander rechte Winkel bilden, das 2. mit dem 1. Gliede sogar einen spitzen; die mediade Flexion geht über die Streckung kaum hinaus, gehemmt, weil der distale Gliedrand vorspringt. Auch sind daher die Flexionen der Schaftglieder in der Horizontalebene am ausgiebigsten und werden geringer, je mehr die Flexionsebene sich der Verticalen nähert. Der Bau der Gelenke zwischen Kopf und Schaftgliedern erlaubt den Geißeln einen Raum vor, über und neben dem Vorderleibe abzutasten, dessen Radius etwa der Länge des Cephalothorax gleichkommt. Die Gelenkhäute zwischen den Geißelgliedern sind ringsum gleich enge und erlauben allseitige, wenn auch nur geringe Flexionen, die durch Sum-

mierung aber starke Krümmungen der ganzen Geißeln hervorbringen könnten.

Ich habe *Squilla* indessen nie dazu bringen können, die Schaft- und Geißelglieder auch nur annähernd so stark gegeneinander zu beugen, wie der Bau der Gelenke es erlaubt hätte; vielleicht ist der Grund davon, daß die Gelenkhäute den Flexionen einen relativ großen Widerstand entgegensetzen; Antennulen, die man dem lebenden Tiere abschneidet, strecken sich und schnellen, wenn man flektiert, sofort in die gestreckte Lage zurück. Die Gelenkhäute zwischen den Geißelgliedern sind in der Längsrichtung der Geißeln gestreift; ob das eine Fältelung ist, oder dicke und dünnere Teile der Haut abwechseln, müssen Schnitte zeigen; an Kalipräparaten verschwindet diese Erscheinung.

In dem erweiterten lateralen Teile der Gelenkhaut zwischen dem 1. und 2. Schaftgliede liegt die Panzerinsel *Ir.la*, die distal an den Panzer des 2. Gliedes, proximal an ein kleines, knopfförmig ins Innere vorspringendes Apodem (*Ap.la*), das einzige dieses Gelenkes, grenzt. Eine winzige Panzerinsel liegt auch im medialen Teil der Gelenkhaut, am Panzer des 1. Gliedes.

Die Gelenke zwischen dem 2., 3., 4. Schaftgliede und der proximalen Nebengeißel haben Apodeme von der Form dünner, schmaler, meist sehr langer, proximader Bänder, die an den Gelenkhäuten dicht am Panzer des distalen Gliedes entspringen. Zum Gelenk zwischen dem 2. und 3. Gliede gehören vier solcher Apodeme: an der Beugeseite das sehr lange *Ap.la* (durchzieht das 2. Schaftglied und reicht bis ins 1.), ferner *Ap.me.do*, und dicht beieinander zwei ventrale Apodeme: *Ap.ve.me* und das ganz kurze *Ap.ve.la*. — Vom proximalen Rande des 4. Schaftgliedes und des 1. Gliedes der proximalen Nebengeißel gehen je ein laterales und ein mediales Apodemband ab (von wenigstens der halben Länge des je vorhergehenden Gliedes) und neben dem medialen Apodem des Geißelgliedes noch ein ganz kurzes Apodem. — Die Gelenke zwischen den Geißelgliedern haben keine Apodeme.

Wie das Coxale der Antenne (p. 471), so ist auch ihr Basale (Taf. 17, Fig. 28—31; Taf. 18, Fig. 32) besonders an der dorsalen Wand und am hinteren Teil der ventralen Wand gepanzert, an der vorderen Wand und am vorderen Teil der ventralen Wand größtenteils häutig. Die dorsale Wand wird fast ganz von dem großen Panzerstück *Ir.do.po.ve* (Taf. 17, Fig. 31; Taf. 18, Fig. 32) eingenommen, das an der hinteren Gliedseite mit einer scharfen Kante auf die ventrale Gliedwand umbiegt und deren hintere Hälfte bekleidet (Taf. 17, Fig. 28). Mit diesem großen Panzerstück ist auf der dorsalen Wand das kleinere *Ir.do.an* durch eine enge Hautnaht

verbunden; es setzt sich bis auf die Vorderwand fort. In dem häutigen Teil der Wand des Basale liegen mehrere Panzerinseln; die größte von ihnen (Taf. 17, Fig. 28, 29, *Iris.ve*), lang und schmal, zieht am proximalen Gliedrand entlang von der vorderen bis zur Mitte der ventralen Gliedfläche; hier stößt sie mit dem einen Ende an den distalen Rand von *Ir.ve* des Coxale und bildet mit ihm eine ventrale Gelenkangel (Taf. 17, Fig. 28, *Gi.ve.α*). Nicht weit davon (nach der hinteren Gliedseite zu) liegt die zweite ventrale Gelenkangel (Taf. 17, Fig. 27, 28, *Gi.ve.β*), die dadurch entsteht, daß eine Kerbe an der Ecke des erwähnten *Ir.do.po.ve* des Basale einen Vorsprung am Rande des *Ir.ve* des Coxale aufnimmt. Von den beiden ventralen Gelenkangeln an erweitert sich die Gelenkhaut nach vorn und hinten, um auf der dorsalen Fläche wieder enger zu werden; auf deren Mitte liegt die dorsale Gelenkangel (Taf. 18, Fig. 32, *Gi.dors.*). Das Gelenk zwischen Coxale und Basale ist ein Scharnier vom Typus Cb, aber mit verdoppelter ventraler Angel. Die beiden Glieder machen in diesem Gelenk nur unbedeutende Flexionen gegeneinander, in ungefähr horizontalen Ebenen.

Am hinteren Teile der dorsalen Wand des Basale, dicht am proximalen Rande von *Ir.do.po.ve*, entspringt das proximade *Ap.do.po* (Taf. 18, Fig. 32) mit steifer Basis. Am rostraden Ende von *Iris.ve* (diametral gegenüber dem Apodem *Ap.do.po*) stülpt sich die Gelenkhaut zipfelförmig ein und bildet dadurch das Apodem *Ap.ve.an* (Taf. 17, Fig. 28).

Am proximalen Teile der rostroventralen Seite des Basale artikuliert das Endopodit (Taf. 17, Fig. 27—29). In der das Gelenk umgebenden häutigen Gliedwand des Basale liegen die kleinen Panzerinseln *Iris.α* und *Iris.β*. An der vorderen und hinteren Gelenkseite stülpt sich die Gelenkhaut aus und bildet dadurch außen einen Wulst oder Zipfel (*Tu.an*, *Tu.po*); auf *Tu.an* setzt sich das Panzerstück *Ir.do.an* fort. — Die Wand des 1. Endopoditgliedes (an der dem Basale zugekehrten Seite verkürzt) ist häutig, mit drei eingelagerten Panzerstücken, die distad an Panzerstücke des 2. Endopoditgliedes, proximad an solche des Basale stoßen. Das größte, *Ir.α Enp 1*, nimmt den rostrolateralen Teil der Gliedwand ein; wenn man dorsad um die Gliedwand herumgeht, trifft man auf das kleinere *Ir.β Enp 1* und weiterhin auf das noch kleinere *Ir.γ Enp 1*; zwischen *Ir.α Enp 1* und *Ir.γ Enp 1* geht die häutige Wand des 1. Endopoditgliedes in den häutigen Teil der Vorderwand des Basale über. *Ir.β Enp.1* und *Ir.γ Enp 1* sind durch eine enge Hautnaht mit den beiden Zipfeln des Panzers von *Tu.an* verbunden, und eng ist auch die durch *Iris.β* vermittelte Verbindung zwischen *Iris.α Enp 1* und *Iris.ve* des Basale. So entstehen drei angelartige Punkte, deren Festigkeit bei der Verschieb-

barkeit aller dieser von Haut umgebenen Panzerstücke nur gering ist. Die Bewegungen des 1. Endopoditgliedes gegen das Basale sind besonders Drehungen um die eigene Längsachse; bei diesen Drehungen sieht man den Zipfel *Tu.po* sich auf und ab bewegen. — Eine Apodemlamelle (*Ap. Enp 1*) inseriert an dem häutigen (dem Basale zugekehrten) Teile der Wand des 1. Endopoditgliedes, nahe am Hinterrande von *Ir.α Enp 1.*

Das Gelenk zwischen dem 1. und 2. Endopoditgliede (Taf. 17, Fig. 27, 29) ist ein Scharniergelenk vom Typus Cb. Der distale Rand von *Ir.α Enp 1* ist tief eingebuchtet, bildet also zwei Zipfel, an deren Ende die beiden Gelenkangeln liegen, eine (*Gi.ant*) an der Vorder-, eine an der Hinterseite des Gelenkes; neben *Gi.ant* ist der proximale Panzerrand des 2. Gliedes eingebuchtet, und in dieser Bucht liegt die kleine Panzerinsel *Iris.Enp 2*, an die das erwähnte *Ir.β Enp 1* stößt.

Die Wände des 2. und der folgenden Glieder des Endopodites sind ringsum gepanzert, und die Gelenke zwischen ihnen gehören zum Typus A. Doch ist die Gelenkhaut zwischen dem 2. und 3., und besonders zwischen dem 3. und 4. Gliede, an der caudolateralen Seite stark erweitert, sodaß unter den nach allen Richtungen möglichen Flexionen die caudaden die ausgiebigsten sind und über einen rechten Winkel betragen können. — Von Apodemen hat nur das Gelenk zwischen dem 3. und 4. Gliede eines: ein harter kleiner Zapfen auf einer Panzerinsel im erweiterten caudolateralen Teile der Gelenkhaut nahe am Panzerrande des 4. Gliedes.

Exopodit (Taf. 17, Fig. 28—31; Taf. 18, Fig. 32). Das kurze 1. Glied hat größtenteils stark gepanzerte Wände. Die ventrale Wand (Taf. 17, Fig. 28—30) wird von einem knieförmigen Panzerwulst (*Ir.vent*) eingenommen (konvexe Seite des Knies rostrad). Am proximalen Kniearm liegen die beiden Angeln des Scharniergelenkes (Typus Cb) zwischen Exopoditglied und Basale. Die ventrale Angel (Taf. 17, Fig. 28, 30, *Gi.vent*), der hinteren Gelenkseite näher als der vorderen, liegt zwischen der hinteren Ecke des proximalen Randes von *Ir.vent* und einem dicken Fortsatz am Distalrande von *Ir.do.po.ve.* Von der ventralen Angel zieht sich ein Fortsatz über die hintere Gelenkseite hin auf die dorsale Seite; hier tritt sein Ende unter einen kappenartig vorspringenden Fortsatz des Panzerstückes *Ir.do.po.ve* und bildet die darunter versteckte dorsale Gelenkangel (Taf. 17, Fig. 31; Taf. 18, Fig. 32, *Gi.dors*) gerade gegenüber der ventralen. Von den Angeln ab erweitert sich die Gelenkhaut nach beiden Seiten beträchtlich und geht an der ventralen Seite in den häutigen Teil der Wand des Basale über.

An den proximalen Rand des Panzerwulstes (*Ir.vent*), ungefähr in der Mitte der ventralen Fläche, tritt das Ende eines zweiten Panzerstückes

(Taf. 17, Fig. 28, 30, *Ir.ant*); es biegt sich auf die vordere Gliedfläche und von dieser auf die dorsale Gliedfläche hinüber (Taf. 17, Fig. 31; Taf. 18, Fig. 32). Mit seinem in der Mitte der ventralen Gliedfläche gelegenen Ende ist dies Panzerstück mit dem Panzerwulst (*Ir.vent.*) unbeweglich verbunden, im übrigen aber durch eine Haut von ihm getrennt; von da ab, wo diese Haut von der ventralen auf die vordere Gliedfläche tritt, verbreitert sie sich, senkt sich rinnenartig ein und geht schließlich in die Gelenkhaut zwischen dem 1. und 2. Exopoditgliede über. In diese verbreiterte Haut sind zwei Panzerinseln eingelagert; die proximale (*Iris.pr*) ist am Rande mit *Ir. ant* verwachsen, die distale (*Iris.di*) ist beweglich.

Das Scharniergelenk zwischen Basale und 1. Exopoditgliede erlaubt Flexionen in der Horizontalebene von 35—40°. An ihm finden sich drei lamellöse, am Grunde harte Apodeme: die beiden langen *Ap.po* und *Ap.ve* und das kurze *Ap.do* (Taf. 17, Fig. 28; Taf. 18, Fig. 32); *Ap.po* entspringt (am Rande des *Proc*) caudal von der Gelenkachse, *Ap.ve* (nahe am proximalen Rande von *Ir.ant*) und *Ap.do* (proximal vom distalen Zipfel von *Ir.ant*) rostral von der Gelenkachse.

Das 2. Exopoditglied (Squama) hat einen kontinuierlichen, aber dünnen, elastischen Panzer (Taf. 17, Fig. 28—31; Taf. 18, Fig. 32). Nur am Gelenk ist er dick und starr und ist hier an der Ventralseite tief eingebuchtet; in diese häutige Bucht schiebt sich der distale Arm des knieförmigen Panzerwulstes *Ir.vent* (Taf. 17, Fig. 29, 30). Er erreicht jedoch den Rand der Bucht nicht, sondern steht mit der tiefsten Stelle der Bucht durch das Panzerstück *Ir.dist* (Taf. 17, Fig. 28—30) in Verbindung, das mit dem einen Ende gegen den Kniearm, mit dem anderen gegen den Buchtrand beweglich ist. Das Gelenk ist kompliziert: es erlaubt der Squama Flexionen und außerdem Drehungen um ihre Längsachse. Die Flexionen vollziehen sich in der Horizontalebene wie die zwischen dem 1. Exopoditgliede und dem Basale und summieren sich mit diesen, sodaß die Squama gegen das Basale Flexionen von $1^1/_2$ Rechten ausführen kann. Die Achse dieser Flexionen ist durch eine vordere Angel (Taf. 17, Fig. 29, Taf. 18, Fig. 32, *Gi.ant*; zwischen *Iris.di* und dem Panzerrand der Squama) und eine ventrale Angel (Taf. 17, Fig. 29, 30, *Gi.ve*; zwischen dem distalen Arm des Kniewulstes *Ir.vent* und dem proximalen Ende von *Ir.dist*) bestimmt; das Panzerstück *Ir.dist* macht also die Flexionen der Squama mit. Dagegen bleibt dies Panzerstück in Ruhe bei den Drehungen der Squama, deren Angelpunkt (Taf. 17, Fig. 28—30, *Gi.di*) an seinem distalen Ende liegt (die Drehungsachse setzt sich proximad durch *Ir.dist* und den distalen Kniearm fort). Bei den Drehungen der Squama faltet und glättet sich die Haut zu beiden Seiten dieser Panzerteile. Während

die Squama ihre Flächen aus der horizontalen in die vertikale Lage dreht, wendet sie ihre dorsale Fläche caudad, ihre ventrale rostrad. Eine Führung und Sicherung erhalten die Drehungen dadurch, daß der auf der dorsalen Seite sehr dicke Panzerrand der Squama an dem distalen Rande von *Ir.ant* (Taf. 17 'Fig. 31) entlang gleitet.

An dem Gelenk sitzen drei lange, an der Basis harte, distade Apodembänder (Taf. 17, Fig. 28; Taf. 18, Fig. 32): *Ap.ant* nahe bei der Angel *Gi.ant*, und zwei ventrale an der Haut um *Ir.dist*, ein proximales *Ap.ve.pr* und ein distales *Ap.ve.di.* Außerdem sitzt auf *Ir.ant* ein harter Apodemzapfen (Taf. 17, Fig. 28, *Ap.an*), an der Außenfläche an einem Grübchen kenntlich.

Die Gleichgewichtslage hängt auch wohl von der Squama ab. Die Flexionen der Squama können zur Vorwärtsbewegung des Tieres im Vergleich zu den kräftigen Schlägen der Pleopoden kaum einen merklichen Beitrag liefern; dagegen ist sie ein wirksames Steuer, und wenn z. B. die linke Squama vertikal gedreht und caudad flektiert, die rechte horizontal gestellt wird, so wird die Vorwärtsbewegung nach rechts abgelenkt.

Die Glieder des Mandibelpalpus haben dünne, aber kontinuierlich gepanzerte Wände. Die Gelenke zwischen Mandibel und Palpus und zwischen seinen Gliedern sind vom Typus A. Die Gelenkhaut des Palpusgelenkes ist in einer runden Lücke des dicken Mandibelpanzers trommelfellartig ausgespannt; an der medialen Seite des proximalen Randes des 1. Gliedes entspringt ein schmales, ziemlich langes Apodemband. Die Gelenkhaut zwischen den Palpusgliedern ist an der caudomedialen Seite am weitesten und die Flexionen in dieser Richtung am größten; nach der entgegengesetzten Seite ist nur Streckung möglich. Apodeme fehlen.

Das Gelenk zwischen der 1. Maxille und ihrem ringsum dünn gepanzerten Palpus (Taf. 18, Fig. 42) ist dem Mandibelpalpus-Gelenk ähnlich, hat aber kein Apodem.

Die Cuticula des Coxale der 2. Maxille wurde p. 475 beschrieben. Auch die Wand des Basale besteht aus gepanzerten und häutigen Teilen (Taf. 18, Fig. 39—41). Ein Panzerstück bekleidet die laterale Gliedwand und drei andere die drei Enditlappen. Vom Panzer des 2. Lappens geht je ein Fortsatz auf beide Gliedflächen. Der Fortsatz der Vorderfläche (*Pr.an*) reicht mit seinem distalen Zipfel nahe an den Panzer des 3. Enditlappens und des 1. Endopoditgliedes, bleibt aber davon getrennt. *Pr.po* legt sich mit seinem proximalen Rande eng an die Panzerstücke *Ir.po.di* und *Ir.la.an.di* des Coxale und bildet mit *Ir.po.di* eine Angel (*Gi.po*).

Die Wand der beiden Endopoditglieder ist gepanzert bis auf ein häutiges Längsband, das den Panzer auf der Hinter- und Vorderfläche in einen lateralen und etwas breiteren medialen Teil scheidet.

Das Gelenk zwischen Coxale und Basale ist vom Typus Ba, die beiden anderen vom Typus A. Die schon in der Ruhelage etwas rostrad flektierten Glieder können diese Beugung noch verstärken.

Die 2. Maxille hat zwei Apodeme (Taf. 17, Fig. 39), ein kurzes *Ap.po.di* an der Hinterseite des 3. Enditlappens, und ein längeres *Ap.an* an der Vorderwand des 1. Endopoditgliedes, nahe am proximalen Panzerrande.

Etwas medial von der erwähnten Angel des Coxale-Basale-Gelenkes hat die häutige Gliedwand außen eine Papille und proximal davon einen Spalt (Taf. 18, Fig. 40, *App*): die Mündung des zarthäutigen Chitinrohres (Taf. 18, Fig. 39, *tu*), das den Harnleiter der Maxillenniere auskleidet.

Die Wände des 2.—6. Gliedes aller fünf Maxillipeden (über die topographischen Beziehungen der Gliedflächen und -ränder siehe oben p. 478ff.) sind kontinuierlich gepanzert. Eine Ausnahme macht nur das Raubbein: der Panzer des glatten Sattels, der sich am distalen Teile der Dorsalwand des 3. Gliedes befindet (Taf. 18, Fig. 43), hängt nur an der proximalen Seite mit dem Gliedpanzer unmittelbar zusammen; an den anderen Seiten ist er von einer derben, aber nicht starren Haut (Taf. 18, Fig. 50—52, *Im.la*, *Im.me*) umgeben, die am distalen Rande des Sattels eine ganz enge Naht bildet und hier in einen Zipfel ausläuft, der die laterale Gliedwand quer durchzieht. Häutig sind auch die inneren Enden der Taschen am ventralen Rande des Handgliedes, in die sich die Zinken des Endhakens bei der Adduktion legen. Die Gelenke zwischen dem 1. und 2., dem 3. und 4., dem 4. und 5. Gliede haben nur eine Angel (Typus Bb), die zwischen dem 2. und 3. und 5. und 6. Gliede sind Scharniergelenke (Typus Cb).

Die Angel (*Gi.post*) des Gelenkes zwischen dem 1. und 2. Gliede (Taf. 18, Fig. 34—38; Fig. 43—46, 48) liegt etwa in der Mitte der Hinterseite des Gelenkes und ragt in das Innere des Gelenkes vor. Distal von dem oben (p. 491) beschriebenen cristaförmigen Apodem (*Cr.po*) an der Hinterwand des 1. Gliedes nämlich geht von dem Gliedpanzer ein Fortsatz ins Innere ab (Taf. 18, Fig. 36, 46, 48), der an der distalen, dem 2. Gliede zugekehrten Seite eine Grube hat; in diese Grube legt sich ein Fortsatz, der vom Panzer des 2. Gliedes ausgeht und mit jenem Fortsatz durch eine knappe Gelenkhaut verbunden ist. Von dieser Angel (Taf. 18, Fig. 34, 36, 37, 46, 48, *Gi.post*) aus erweitert sich die Gelenkhaut nach beiden Seiten; doch wird sie an der medialen und vorderen Seite des 2.—5. Maxillipeden von dem obenerwähnten Panzerstück *Ir.me.di.an* durchzogen. Das 2. Glied kann in seinem Gelenk Drehungen um seine Längsachse und Flexionen in allen Ebenen ausführen, die ausgiebigsten in der Sagittalebene; doch liegt der Spielraum für die Bewegungen in

dieser Ebene ausschließlich nach vorn zu; nach hinten zu kann sich das 2. Glied gegen das 1. nicht so weit bewegen, daß es mit ihm einen flachen Winkel bildet, und am Raubbein sogar nur wenig über einen rechten Winkel hinaus; es wird an der Weiterbewegung besonders durch einen Vorsprung am distalen Panzerrande in der Mitte der Hinterseite des 1. Gliedes gehindert, der am Raubbein (Taf. 18, Fig. 44—46, 48, *Proc*) am weitesten vorspringt. Die größte Beweglichkeit gewährt das Gelenk dem 2. Gliede am Putzbein (Taf. 18, Fig. 34—36), wo auch die Gelenkhaut außerordentlich weit ist, die geringste am Raubbein. An dem Gelenk inserieren sechs (Putzbein Taf. 18, Fig. 34—36, Raubbein Taf. 18, Fig. 44 bis 46, 48) oder sieben Apodeme; eines davon (*Ap.post*) entspringt am Panzerrande des 1. Gliedes (und zwar an der Hinterseite medial von der Angel) und ragt in das 2. Glied hinein; es ist im Raubbein in zwei Lamellen gespalten; die übrigen Apodeme entspringen von kleinen Panzerinseln am Panzerrande des 2. Gliedes und ragen ins 1. Glied hinein; sie sind in den einzelnen Maxillipeden verschieden angeordnet. Im Putzbein gehören drei der vorderen und zwei (außer *Ap.post*) der hinteren Gelenkseite an; die beiden der Lateralseite zunächst ansitzenden (*Ap.po.la*, *Ap.an.la*) sind die längsten; die der Vorderseite werden der Reihe nach kürzer; das medialste von ihnen ist dünn und kurz. Die Anordnung der Apodeme im Raubbein ist aus Taf. 18, Fig. 44—46, 48 ersichtlich; hier inserieren an der Vorderseite nur zwei Apodeme (*Ap.an.la*, *Ap.an.me*), dagegen ein kurzes (*Ap.me*) auf der medialen Seite. In den drei kleinen Maxillipeden (Taf. 18, Fig. 37, 38) inseriert je ein Apodem auf der Vorder- und Hinterseite in der Nähe der lateralen Seite (*Ap.an.la*, *Ap.po.la*), und vier Apodeme nahe beieinander an der medialen Seite und am angrenzenden Teile der Vorderseite, distal von dem Panzerstück *Ir.me.di.an*; sie sind zu je zwei Paaren (*Ap.me*, *Ap.an.me*) angeordnet; alle diese Apodeme, wie auch das ins 2. Glied ragende Apodem *Ap.post*, sind lange, ziemlich breite Bänder, die beiden der lateralen Seite zunächst liegenden sind die längsten.

Das Scharniergelenk zwischen dem 2. und 3. Gliede der Maxillipeden (Taf. 18, Fig. 47, 48) hat eine ungefähr dorsoventrale Achse, und die Bewegungen des 3. Gliedes liegen in der Horizontalebene. Ihr Verkehrsraum liegt auf der medialen Seite der Glieder; im Maximum der lateralen Abduktion des 3. Gliedes fällt seine Längsachse ungefähr in die Verlängerung der Längsachse des 2. Gliedes; der Winkel zwischen dieser Lage und der größten medialen Adduktion des 3. Gliedes ist beim Putzbein größer, beim 3.—5. Maxilliped kleiner als ein Rechter, beim Raubbein etwa nur ein halber Rechter. Die Gelenkangeln (*Gi.an*, *Gi.po*) werden von

Fortsätzen des distalen Panzerrandes des 2. Gliedes gebildet, deren knopfförmige Enden in Gruben am Panzerrande des 3. Gliedes eingefügt sind. Das Raubbein hat eine besondere Vorrichtung, die mit der Autotomie der Gliedmaße in diesem Gelenk zusammenhängt (Taf. 18, Fig. 47). Die mediale Hälfte des distalen Randes der Ventralwand des 2. Gliedes nämlich ist in einen flachen, distal verjüngten Fortsatz (*Pr*) verlängert; der distale, konvexe Rand dieses Fortsatzes gleitet bei den Flexionen des 3. Gliedes in eine Rinne, die von einer queren Leiste (*Cr*) an diesem Gliede gebildet wird; die Leiste greift über den medialen Rand des Fortsatzes so weit über, daß sie sein Ende bei vollständiger Streckung des 3. Gliedes noch umfaßt; wenn nun das Tier die Streckmuskeln noch stärker kontrahiert, so tritt das Ende des Fortsatzes unter dem medialen Vorsprung der Leiste hervor, gerät mit seiner hakig gebogenen Spitze vor die Außenseite der Leiste; dann treten die Beugemuskeln in Aktion, und die Gelenkhaut reißt hart am Panzerrande des 3. Gliedes ab, sodaß die Gelenkhaut mit den Apodemen am und im 2. Gliede bleibt. (Der Vorgang läßt sich kaum mit Sicherheit beobachten, und es ist wohl möglich, daß zur Autotomie allein die Kontraktion der Streckmuskeln ausreicht, ohne daß die Beugemuskeln dabei aktiv werden.) — In der Nähe des Panzerrandes des 3. Gliedes inserieren zwei Apodeme, das eine (*Ap.la*) an der Streck-, das andere (*Ap.me*) an der Beugeseite; es sind lange Bänder, die ungefähr bis zur Hälfte des 2. Gliedes herabreichen; nur im Raubbein sind die beiden Apodeme, der Form des 2. Gliedes entsprechend, kürzer und breit (Taf. 18, Fig. 48); das an der Streckseite (*Ap.la*) ist das größere von beiden.

Die Angel (*Gi*) des Gelenkes zwischen dem 3. und 4. Gliede (Taf. 18, Fig. 49—52; Taf. 19, Fig. 56) liegt am Ende eines Panzerzapfens, der von der dorsalen Seite des distalen Randes des 3. Gliedes abgeht und tief ins Innere des Gelenkes hineinragt (Taf. 19, Fig. 56); eine tiefe Rinne (Taf. 18, Fig. 50—52, *Fo.do*) durchfurcht an dieser Stelle die Außenfläche des Panzers und läßt erkennen, daß der Zapfen durch Einfaltung des Panzerrandes entstanden ist; die Rinne setzt sich durch die Gelenkhaut bis auf den Panzer des 4. Gliedes fort (Taf. 18, Fig. 50) und bezeichnet an diesem den Ursprung eines zweiten Zapfens, der ebenfalls ins Innere des Gelenkes hineinragt (Taf. 19, Fig. 56), und dessen Ende das sattelförmige Ende des ersten Zapfens umfaßt. Diese Verhältnisse sind am Raubbein am schärfsten ausgeprägt, an den anderen Maxillipeden aber auch in ganz ähnlicher Weise vorhanden. Da das Gelenk nur eine Angel hat, kann das 4. Glied Bewegungen in allen Ebenen und außerdem, allerdings geringe, Drehungen um seine Längsachse ausführen. Die ausgiebigsten Bewegungen fallen in die Sagittalebenen; ihr Spielraum liegt auf der

ventralen Gelenkseite; das 4. Glied kann sich aus der gestreckten Lage ventralwärts und nach hinten so weit beugen, daß es am Putzbein mit dem 3. Gliede einen rechten Winkel bildet und bei den anderen Maxillipeden seine Fläche sich auf die des 3. Gliedes legt; dorsale Beugungen über die gestreckte Lage hinaus erlaubt die Form der Angel nur beim Putzbein, und auch hier nur in geringem Grade. Die Bewegungen in der Horizontalebene werden durch Vorsprünge beschränkt, die an der lateralen und medialen Seite des Gelenkes von dem Gelenkrahmen abgehen; sie sind am Putzbein schwach entwickelt, sodaß das 4. Glied hier nach allen Seiten, die dorsale ausgenommen, sich in einem rechten Winkel gegen das 3. stellen kann; an den drei hinteren Maxillipeden ist der Betrag der horizontalen (mediolateralen) Beugungen kaum ein halber Rechter, und ganz gering ist er am Raubbein. Am Raubbein werden diese Bewegungen durch die Form der Vorsprünge (besonders die der lateralen Gelenkseite) auf ein so geringes Maß beschränkt, daß das Gelenk hier tatsächlich als Scharniergelenk funktioniert mit nur einer, und zwar sagittalen, Bewegungsebene; an der lateralen Gelenkseite (Taf. 18, Fig. 49, 51) ist nämlich am Panzer des 3. Gliedes ein Vorsprung (*Pr.la*) vorhanden, dessen rundes Ende sich in die Konkavität einer halbkreisförmigen Leiste (*Cr.la*) am 4. Gliede schmiegt, und zwar um so fester, je weiter das 4. Glied adduziert wird; da die Gelenkhaut zwischen Vorsprung und Leiste ziemlich knapp ist, und da sie auf der medialen Gelenkseite durch Vorsprünge an dem Gelenkrahmen ebenfalls verengt wird, so sind die mediolateralen Bewegungen des 4. Raubbeingliedes fast aufgehoben. — An dem Gelenk inserieren fünf (Putzbein vier) lange, am proximalen Abschnitt steife Apodembänder, drei an der dorsalen, zwei an der ventralen Seite, jene nahe am Panzerrande des 4. Gliedes, diese an zwei Panzerinseln, die in die Gelenkhaut eingelagert sind. Das längste und breiteste von ihnen entspringt auf der lateralen Seite der Gelenkangel und reicht fast bis zum proximalen Ende des 3. Gliedes; zwei kürzere entspringen auf der medialen Seite der Angel nahe beieinander (Taf. 19, Fig. 56, *Ap.do.me* $\alpha$ und $\beta$); das am weitesten medial sitzende (*Ap.do.me* $\beta$) ist im Raubbein sehr dünn und fehlt im Putzbein. Von den beiden Apodemen der ventralen Gelenkseite entspringt das mehr medial inserierende, kürzere (*Ap.ve.me*) am distalen Ende einer rundlichen oder dreieckigen Panzerinsel (Taf. 18, Fig. 49, 52; Taf. 19, Fig. 56, *Ir.me*), die mit dem Panzerrande des 3. Gliedes beweglich verbunden ist; das andere längere entspringt am distalen Ende einer Panzerinsel (Taf. 18, Fig. 49, *Ir.ve*), die, vom lateralen Rande jener Panzerinsel ausgehend, die Gelenkhaut in querer oder schräger Richtung durchzieht; sie hat die Form eines Stäbchens; nur am Raubbein ist sie

breiter und trägt, wie auch die erste Panzerinsel, an der Außenfläche eine Crista. Die drei dorsalen Apodeme sind Strecker, die beiden ventralen Beuger.

Das Gelenk zwischen dem 4. und 5. (Hand-)Gliede (Taf. 18, Fig. 49 bis 52) ist von derselben Art wie das vorige Gelenk. Die Zapfen, an deren Ende die Angel liegt, gehen am 2.—5. Maxillipeden von der Mitte der lateralen Gelenkseite ab; am Raubbein setzt sich die erwähnte Furche (*Fo.do*), die äußerlich die Basis der Angelzapfen am Gelenk zwischen dem 3. und 4. Gliede bezeichnet, von der dorsalen Fläche her schräge über das 4. Glied und das Gelenk zwischen dem 4. und 5. Gliede fort und endet mitten auf der lateralen Fläche nahe am proximalen Panzerrande des 5. Gliedes in einem Grübchen, an diesem Gelenk ebenfalls den Ursprung der Angelzapfen bezeichnend (Taf. 18, Fig. 50, 51). Am Putzbein geht der Angelzapfen des relativ langen, dreikantigen 4. Gliedes da ab, wo dessen mediale und dorsale Fläche zusammenstoßen; er krümmt sich tief ins Innere des Gelenkes hinein, so daß die Angel central zu liegen kommt. Die Beugungen in allen Ebenen und die Drehungen um die Längsachse, die dies Gelenk dem Handgliede erlaubt, sind beim Putzbein ausgiebiger als bei den anderen Maxillipeden, sowohl wegen der mehr centralen Lage der Angel als auch wegen der größeren Weite der Gelenkhaut; aus der Ruhelage, in der das Handglied mit seinen Flächen horizontal liegt und mit dem 4. Gliede lateralwärts einen rechten Winkel bildet, kann es sich medialwärts und ventralwärts um etwa einen Rechten flektieren und kann sich dorsalwärts wenig, ventralwärts aber um etwa 100° drehen. Sehr viel kleiner sind die Bewegungswinkel an den übrigen Maxillipeden; am Raubbein erreichen die Flexionen in der Sagittalebene kaum 30° und sind in der Horizontalebene noch geringer; die Drehungen um die Längsachse betragen etwa einen halben Rechten; das Handglied der drei kleinen Maxillipeden kann diese Drehungen überhaupt kaum ausführen, und seine Flexionen in der Sagittal- und Horizontalebene erreichen 30° nur am 5. Maxillipeden. — Die Zahl der Apodeme, die an dem Gelenk inserieren, ist im 2.—5. Maxillipeden drei, im Putzbein vier. Bei jenen findet sich je ein breites Apodem an der ventralen, lateralen und dorsalen Seite; das Apodem der lateralen Seite sitzt zwischen der Gelenkangel und dem Apodem der dorsalen Seite. Die Apodeme des Putzbeines sind, entsprechend der Form des 4. Gliedes, lang und schmal; das breiteste von ihnen inseriert an der lateralen Seite am proximalen Ende einer länglichen Panzerinsel, deren distales Ende an den Rand einer häutigen, in den Panzer des Handgliedes eindringenden Bucht grenzt; ebenfalls lateral, aber schon etwas auf die dorsale Gelenkseite gerückt, liegt die Insertion eines langen dünnen

dorsolateralen Apodems, und je ein ähnliches Apodem inseriert auf der medialen und auf der ventralen Seite. — Die drei Dornen am proximalen Teile des Handgliedes des Raubbeines fallen dadurch auf, daß sie fast nur in einer Richtung beweglich sind. Während im allgemeinen die Gelenke beweglicher Dornen und Stacheln etwa kreisrund sind, und die Gelenkhaut rings um die Basis der Dornen gleich weit ist, sodaß die Dornen nach allen Richtungen beweglich sind und in der einen oder anderen Richtung nur etwa durch Vorsprünge am Gelenkrahmen getrennt werden, so sind bei diesen drei Dornen die Bewegungsebenen dadurch auf eine beschränkt, daß der runde Gelenkrahmen an der proximalen Seite leicht konkav ist und daher einen etwa nierenförmigen Umriß hat; in die Winkel zu beiden Seiten der Konkavität paßt je ein Vorsprung an der Basis der Dornen, und so entsteht ein Scharniergelenk, welches die Bewegungen der drei Dornen auf die Sagittalebene beschränkt; sie können distalwärts bis an den Ventralrand des Handgliedes adduziert werden und sich soweit aufrichten, daß sie mit ihm einen Winkel von 50—60° bilden.

Der dickgepanzerte Endhaken ist mit dem Handgliede (Taf. 19, Fig. 53—55) durch ein festes Scharniergelenk verbunden, dessen beide Angeln (*Gi*) lateral und medial, am Putzbein ventral und dorsal, liegen. Die Angeln werden dadurch gebildet, daß jederseits ein Knopf am Rande des Handgliedes sich in eine Grube an der Basis des Hakens legt; am Raubbein ist die Führung des Hakens noch besonders dadurch gefestigt, daß der Panzer des Handgliedes an der Ecke, in der sein distaler Rand in den ventralen umbiegt, auf beiden Seiten des Gelenkes vorspringt und derart einen Falz bildet, in den die Hakenbasis eingesenkt ist. Der Haken kann so weit abduziert werden, daß er am Putzbein etwas weniger, an den anderen Maxillipeden etwas mehr als einen rechten Winkel mit dem Rande des Handgliedes bildet. An der Beugeseite des Gelenkes finden sich eigentümliche Einrichtungen, die am Raubbein am besten ausgebildet und wegen der Größe der Gliedmaße am deutlichsten zu beobachten sind (Taf. 19, Fig. 53—55). Das Apodem der Beugeseite (*Ap.ve*), das an den Panzerrand des Hakens beweglich angefügt ist, hat eine dicke gepanzerte Basis, die sich distalwärts eine Strecke weit fortsetzt und die Mitte des Apodems einnimmt. Auf der ventralen (dem Haken zugekehrten) Fläche dieser harten Basis erhebt sich ein Wulst *Tu* (dem auf der dorsalen Fläche eine Grube [*Fo*] entspricht), dessen Oberfläche gewölbt, in der Mitte aber von einer Längsfurche durchzogen ist. Die Oberfläche des Wulstes liegt nun auf einem runden Panzerstück (*Ir*) und gleitet auf dessen Fläche bei den Bewegungen des Endhakens; die Fläche dieses Panzerstückes entspricht der des Apodemwulstes, d. h. sie ist konkav, hat aber

in der Mitte eine Längscrista. Das runde Panzerstück ist nun seinerseits wieder in einen hufeisenförmigen Rahmen eingesenkt, der sich auf dem distalen Rande der ventralen Kante (*Cr*) des Handgliedes erhebt, distalwärts offen ist, also die proximale Seite des Panzerstückes umgreift. Das Panzerstück (*Ir*) ist sowohl gegen den Rahmen wie gegen die Apodembasis beweglich; es bewegt sich in ihm wie in einem Scharniergelenk. Beim adduzierten Endhaken ist seine konkave, der Apodembasis anliegende Fläche dorsalwärts gekehrt; wird der Haken abduziert, so gleitet die Apodembasis auf dieser Fläche distad; das Panzerstück macht die distade Bewegung langsamer mit, tritt dabei aus dem Rahmen heraus und wendet seine konkave Fläche distad. (Welchen mechanischen Wert diese Einrichtung hat, kann ich nicht angeben; jedenfalls ist sie nicht die Ursache einer Eigentümlichkeit des Endhakens, daß er nämlich, wenn man ihn streckt, von selber immer wieder in die adduzierte Stellung zurückschlägt, auch nachdem man die Fasern des Adductors von der Sehne abgeschabt hat; denn die übrigen Maxillipeden haben zwar jene Einrichtung, ihr Endhaken aber nicht diese Eigentümlichkeit, wogegen die drei Dornen am proximalen Teile des Handgliedes diese Eigentümlichkeit ebenfalls haben.) Das erwähnte Apodem der Beugeseite (Taf. 19, Fig. 55, *Ap.ve*) reicht fast bis zum proximalen Ende des Handgliedes; das der Streckseite (*Ap.do*) ist schmäler und etwa halb so lang. Die Ebenen beider Apodembänder stehen senkrecht zu der des Handgliedes.

Der Panzer des kurzen 1. Basipoditgliedes der Gehbeine (Taf. 19, Fig. 78; Taf. 20, Fig. 79—81) ist ringsum geschlossen; nur am 3. Gehbein des ♂ hat er an der Medianseite ein Loch, auf dem der Penis sitzt; die Wand des Penis ist an der proximalen Hälfte häutig, an der distalen gepanzert. Das Gelenk zwischen dem 1. und 2. Basipoditgliede hat den Typus B b. Die Gelenkhaut ist sehr weit, besonders an der medialen und lateralen Seite, und erlaubt daher besonders ausgiebige Flexionen in der Transversalebene. Die Angel (Taf. 20, Fig. 80, 81, *Gi*) liegt zwischen zwei kurzen, breiten Zapfen, die an der Vorderseite vom Panzerrande der beiden Glieder abgehen und ziemlich weit ins Innere hineinragen; die Haut zwischen den Enden der Zapfen ist nicht so ganz knapp. Gegenüber der Angel, auf der hinteren Gelenkseite, wird die Gelenkhaut von einer Panzerinsel (Taf. 19, Fig. 78; Taf. 20, Fig. 79, *Ir.po*) durchzogen, deren beide Enden durch knappe Häute mit den beiden Gelenkrändern gelenkig verbunden sind. Das 2. Glied kann sich mediad so weit beugen, daß es der Bauchwand des Rumpfes anliegt, und sich laterad ungefähr um 140° strecken; es kann ferner in gestreckter Stellung sich etwas um seine Längsachse drehen und in flektierter Stellung nach vorne und hinten

pendeln um einen Betrag von etwa 70°. — An dem Gelenk entspringen sechs Apodeme (Taf. 19, Fig. 78; Taf. 20, Fig. 81); zwei davon (*Ap.po.di*, *Ap.po.pr*) gehören der Hinterwand an und gehen am medialen Rande der erwähnten Panzerinsel (*Ir.po*) ab, das kleinere proximad, das längere distad ins 2. Glied hinein. Von den vier Apodemen der Vorderseite sitzen die zwei kleineren (*Ap.me*, *Ap.an.me*) medial, die beiden größeren (*Ap.an.la*) lateral von der Angel; die lateralen gehen von einem Vorsprung des Panzers des 2. Gliedes ab, der in die antero-laterale Gelenkhaut hineinragt, und dessen Ende (*Ir.la*) vom Gliedpanzer beweglich abgesetzt ist.

Das 3. Basipoditglied (Taf. 19, Fig. 72—77) ist unvollkommen gepanzert: die vordere und die laterale Wand ist großenteils häutig, sodaß hier die Gelenkhaut zwischen dem 2. und 3. Gliede direkt in die zwischen dem 3. Gliede und den Ästen übergeht (Taf. 19, Fig. 72, 76, 77). Jedoch sind in diesen häutigen Teil der Gliedwand zwei Panzerstücke eingelagert, ein kleineres proximales (*Ir.pr*) und ein größeres distales (*Ir.di*). Das Gelenk zwischen dem 2. und 3. Basipoditgliede ist ein Scharniergelenk vom Typus Ca: an der medialen Seite ist die Gelenkhaut zwischen den hier stark verdickten Panzerrändern beider Glieder stark verkürzt, sodaß eine Angellinie (Taf. 19, Fig. 73—75, *Gi*) entsteht. Die Gelenkhaut erweitert sich nach der lateralen Seite sehr stark und bildet hier eine tief in den Panzer des 2. Gliedes hinabreichende Bucht (Taf. 19, Fig. 76). In diesem Gelenk kann sich das 3. Glied so weit gegen das 2. strecken, daß es mit ihm eine gerade Linie bildet, und sich so weit laterad beugen, daß es das 2. Glied berührt, also um etwa 150°. — An der Beuge- (lateralen) Seite inserieren zwei Apodeme (Taf. 19, Fig. 77), ein größeres (*Ap.la.an*) am proximalen Rande der Panzerinsel *Ir.pr* und ein kleineres (*Ap.la.po*) in einer Bucht am Panzerrande des 3. Gliedes; jenes ist in zwei Bänder gespalten, von denen das längere etwa bis zur Mitte des 2. Gliedes hinabreicht.

Das 1. Glied des Endopodites macht gegen das 3. Basipoditglied keine Beugungen, sondern nur Drehungen um die Längsachse im Betrage von etwa 40°. Die Drehungsachse hat zwei feste Punkte; einen proximalen (Taf. 19, Fig. 74, 75, *Gi.pr*), der an der vorderen Gliedseite am proximalen Ende des hier weit hinabreichenden Panzers des Endopoditgliedes liegt, und einen distal davon und mehr auf der medialen Gliedseite liegenden (*Gi.di*); an den beiden Punkten haben die Panzerränder des Endopodit- und Basipoditgliedes je eine flache Grube und einen flachen Knopf. — Das kleine 1. Exopoditglied ist gegen das 3. Basipoditglied in allen Ebenen beweglich, aber nur in geringem Grade; das Gelenk hat keine besondere Angeln; ähnlich ist auch das Gelenk zwischen den beiden

Exopoditgliedern (Taf. 19, Fig. 73—77). Allen diesen Gelenken fehlen Apodeme.

Zwischen die gepanzerten Wände des 1. und 2. Endopoditgliedes (Taf. 19, Fig. 69—71) ist ein Panzerstück (*Ir.an.me*) eingeschoben; zwischen ihm und dem 1. Gliede ist die Gelenkhaut an der Vorderseite verkürzt, wodurch ein Scharniergelenk vom Typus Ca entsteht; am medialen Ende der Angellinie (*Gi.prox*) hat das Panzerstück einen kleinen Knopf. In diesem Gelenk beugt sich das Panzerstück und mit ihm das Endglied nach hinten über, sodaß die beborstete Gliedkante sich auf den Boden legt; zwischen der gestreckten Lage des Gliedes, über die hinaus es sich vorwärts nicht beugen kann, und der maximalen Beugung nach hinten liegt ein Winkel von $1^1/_2$ R. Die Gelenkhaut in der Angellinie ist indessen nicht ganz enge, sodaß die Bewegungen nicht ganz auf Beugungen nach hinten beschränkt sind. An der distalen Spitze des Panzerstückes liegt nun noch eine zweite Angel (*Gi.dist*), um die das Endglied sich gegen das Panzerstück um seine eigene Längsachse drehen und, besonders in nach hinten adduzierter Lage, Beugungen in der Horizontalebene machen kann. Diese Beugungen werden nach der lateralen Seite zu gehemmt durch den kappenförmigen Vorsprung (*Pr*), in den an dieser Seite der Panzer des 1. Endopoditgliedes verlängert ist. An der (hinteren) Beugeseite des Gelenkes, wo die Gelenkhaut sehr weit ist, inseriert ein Apodem an einer kleinen Panzerinsel (*Ir.post*), die an einen Vorsprung des Panzerrandes des Endgliedes stößt.

Die Wände der blattförmigen Äste der vorderen fünf Abdomenbeine (Taf. 19, Fig. 57, 60, 67, 68) sind großenteils häutig; nur einzelne Teile sind derber gepanzert, und oft geht ihr Panzer ohne bestimmte Grenze in die häutigen Teile über. Den größten Umfang haben die gepanzerten Teile an der Vorderwand der Exopodite (Taf. 19, Fig. 68). Hier wird das proximale Stück des schmalen proximalen Abschnittes der Exopodite von einem soliden Panzerstück (*Ir.an.pr*) eingenommen; dann folgen auf der lateralen und medialen Seite des schmalen Astabschnittes je zwei kleinere Panzerstücke (*Ir.an.la 1*, *2*, *Ir.an.me 1*, *2*) und schließlich zwei größere (*Ir.an.la 3*, *Ir.an.me 3*), die den lateralen und medialen Teil des breiten, distalen Abschnittes einnehmen; in der Mitte zwischen diesen drei lateralen und drei medialen Panzerstücken ist die Vorderwand häutig bis auf eine größere Zahl von winzigen, in sie eingelagerten Panzerinseln. Die Hinterwand der Exopodite (Taf. 19, Fig. 67) ist fast ganz häutig, bis auf einzelne Stellen am lateralen und medialen Rande, wo die Panzerstücke der Vorderwand auf die Hinterwand übergehen, und einige kleinere in die Haut der Hinterwand eingelagerte Panzer-

stücke; von diesen sind besonders die drei bemerkenswert, die im proximalen Teile der Hinterwand liegen (Taf. 19, Fig. 64, 67, *Ir.po.pr 1, 2, 3*). Diese Beschaffenheit der Wand der Exopodite und die gegenseitige Lage der Panzerstücke der Vorderwand verleiht ihnen eine ähnliche Beweglichkeit ihrer Abschnitte gegeneinander, wie sie an anderen Beinen durch wirkliche Gliederung erreicht wird, und man könnte die Exopodite als aus vier gegeneinander beweglichen Gliedern bestehend ansehen, das 1. mit dem Panzerstück *Ir.an.pr*, das 2. mit *Ir.an.la 1* und *Ir.an.me 1*, das 3. mit *Ir.an.la 2* und *Ir.an.me 2*, das 4. mit *Ir.an.la 3* und *Ir.an.me 3*. Indessen fehlen zwischen diesen vier Abschnitten eigentliche Gelenke und quere Einfaltungen der Gliedwände. Die Beweglichkeit dieser vier Abschnitte gegeneinander besteht nun darin, daß sie sich aus der gestreckten Lage nach hinten zu gegeneinander krümmen können, nach vorn aber nicht, und dies wird dadurch verhindert, daß die drei lateralen und drei medialen Panzerstücke durch eine aus der Fläche hervortretende Längsrippe verdickt sind; ihre aneinander stoßenden und durch knappe Haut verbundenen Ränder sind dadurch aufgewulstet und berühren sich bei gestreckter Lage des Exopodites. Diese Längsrippen sind ziemlich flach, nur die auf dem medio-distalen Panzerstück (Taf. 20, Fig. 86, *Ir.an.me 3*) des 2. Beines des ♂ bildet nach der medialen Seite eine scharf begrenzte Kante (*Cr*); am Ende der Rippe ist hier ein schmales Stück beweglich abgesetzt und dahinter der Gliedrand tief eingekerbt (Taf. 20, Fig. 87, *Inc.*)

Das Gelenk zwischen dem Basipodit, dessen Wände, wie oben (p. 484) beschrieben, am proximalen Teile des Gliedes zum Teil häutig, am distalen Teile rings um die Gelenke der Äste und dazwischen kontinuierlich gepanzert sind, und dem Exopodit hat je eine Angel in der Mitte der vorderen und hinteren Gelenkfläche (Taf. 19, Fig. 62, 67, 68, *Gi.an*, *Gi.po*); wonach man annehmen könnte, es sei ein Scharniergelenk vom Typus Cb, das dem Exopodit nur erlaube, in mediolateraler Richtung (also in der Transversalebene) zu pendeln. In der Tat kann das Exopodit in dieser Richtung auch Beugungen von wenigstens $^1/_2$ R. ausführen. Die hintere Angel (*Gi.po*) aber wird von dem Panzerstück *Ir.po.pr 2* gebildet, und da dieses (zusammen mit den beiden anstoßenden Panzerstücken) ringsum von faltbarer Haut umgeben ist, so kann das Exopodit sich nach hinten zu gegen das Basipodit beugen, wobei aber die drei Panzerstücke *Ir.po.pr 1—3* unbewegt bleiben.

Die Wand der Kiemen (Taf. 19, Fig. 67, *Br*) ist dünnhäutig, nur an der Basis ist der Hauptstamm, besonders an der dorsalen und hinteren Seite, durch Panzerung versteift.

Im Exopodit finden sich drei Apodeme (Taf. 19, Fig. 67); zwei inserieren an der häutigen Hinterwand am distalen Ende des schmalen proximalen Abschnittes des Exopodites, das eine (*Ap.po.la*) nahe am lateralen, das andre (*Ap.po.me*) nahe am medialen Rande. Das 3., sehr schmale Apodemband (*Ap.pr*) inseriert an der Hinterwand der Kiemenbasis und ragt distad in das Exopodit hinein.

Noch beschränkter als am Exopodit ist die Panzerung der Wände des Endopodites (Taf. 19, Fig. 57, 60). An der Vorderwand findet sich nur eine in der Nähe des Medialrandes entlang laufende flache Panzerrippe, die in der Nähe des Retinaculum in zwei gegeneinander bewegliche Stücke (Taf. 19, Fig. 57, *Ir.an.pr*, *Ir.an.di*) geteilt ist, und deren Panzer allmählich in die dünne Haut des mittleren und lateralen Teiles der Vorderwand übergeht. Die beiden Stücke der Panzerrippe stoßen in ähnlicher Weise zusammen wie die Panzerstücke in der Vorderwand des Exopodites, sodaß das distale Stück des Endopodites sich gegen das proximale nach hinten, aber nicht nach vorne zu beugen kann. Diese Beugung geschieht besonders in einem sehr schmalen, quer nach dem Lateralrand des Gliedes ziehenden Hautstreifen, der noch zarter ist als die Wand proximal und distal von ihm. Ähnlich wie das Exopodit scheinbar in vier Glieder geteilt ist, könnte man das Endopodit als durch diesen Hautstreifen in zwei Glieder geteilt auffassen. Ein ähnlicher, aber noch weniger gut begrenzter zarter Hautstreifen, der von derselben Stelle wie jener ausgeht und schräge zum Lateralrande zieht, teilt das distale Stück des Endopodites wiederum in zwei Stücke, und endlich ist durch einen solchen zarten Streifen auch die latero-proximale Ecke des proximalen Endopoditstückes abgeteilt. Diesen drei die Vorderwand durchziehenden zarten Hautstreifen entsprechen ebensolche in gleicher Lage in der Hinterwand (Taf. 19, Fig. 60). Diese besteht fast ganz aus dünner Haut; nur in der Nähe des Retinaculum (*Ret*) und am Gelenke mit dem Basipodit finden sich einige gepanzerte Stücke.

Das Endopodit kann ebenso wie das Exopodit sich gegen das Basipodit nach hinten adduzieren und außerdem in der Transversalebene pendeln. Das Gelenk (Typus B a) hat indessen nur an der Vorderseite eine Angel (Taf. 19, Fig. 57, 62, *Gi.ant*). An der Hinterseite ist die Gelenkhaut weit, und es sind in sie zwei kleine Panzerstücke eingelagert, auf deren medialer Seite ein distad gerichtetes Apodem (*Ap.prox*) von gepanzerter Basis entspringt. Ein zweites, proximad gerichtetes Apodem (*Ap.post.me*) entspringt an einer zarthäutigen, an der Mitte des Medialrandes des Endopodites gelegenen Stelle; der Panzer seiner Basis ist zuweilen mit einer kleinen Panzerinsel daneben verschmolzen; eine andere kleine Panzerinsel liegt distal davon.

Das Retinaculum (Taf. 19, Fig. 57—60, *Ret*) hat eine kontinuierlich, wenn auch nicht stark gepanzerte Wand; nur das apicale Wandstück, an dem die Häkchen sitzen, ist häutig. Der proximale Rand des Panzers hat auf der Vorder- und Hinterseite je eine kleine Bucht, in welche ein vom Panzer des distalen Stückes des Endopodites ausgehender kleiner Zapfen sich hineinschiebt. Es entsteht auf diese Weise eine Art von Scharniergelenk, in dem sich das Retinaculum auf und ab bewegen kann.

Die einzelnen Stücke des Copulationsapparates (Taf. 20, Fig. 88 bis 90), zu dem der distalste Abschnitt des Endopodites des 1. Beinpaares beim ♂ umgebildet ist, sind zum Teil sehr stark gepanzert. Das Retinaculum (*Ret*) ist derbhäutig, hat aber einen eigentlichen Panzer nur auf der Vorderfläche (Taf. 20, Fig. 90), und da dieser sich in den Panzer (*Ir.an.di*) der vorderen Endopoditfläche fortsetzt, so ist die Beweglichkeit des Retinaculum aufgehoben. Das Panzerstück der Vorderfläche (*Ir.an.di*) geht ohne Unterbrechung auf den dünnen Stiel des Deckblattes (*Fol*) und seinen proximalen Rand über; der übrige Teil des Deckblattes ist zarthäutig. Auch tritt ein Zipfel dieses Panzerstückes in den proximalen Teil des Hakenfortsatzes (Taf. 20, Fig. 88, *Pr.u*) an seiner medialen Seite ein; da dieser Fortsatz aber nur an seiner lateralen Seite und am distalen Ende gepanzert, sonst aber derbhäutig ist, so ist er einigermaßen beweglich. Ferner ist die gemeinsame Basis des Röhren- (*pr.tu*) und Zwischenfortsatzes (*Pr.int*) gepanzert; ihr Panzer (*Ir.po*) setzt sich auf beide Fortsätze fort, doch ist die Hinterwand des Zwischenfortsatzes (*Pr.int*) häutig. Apodeme finden sich in diesem Copulationsapparat nicht, bis auf das auch an den anderen Endopoditen vorhandene *Ap.post.me.*

Die Glieder des 6. Abdomenbeines (Taf. 19, Fig. 65, 66; Taf. 20, Fig. 82, 84, 85) sind kräftig gepanzert, und der Panzer ist besonders am Basi- und Exopodit durch Längsleisten verstärkt. Das Gelenk zwischen dem Basipodit und dem Exopodit (Taf. 20, Fig. 82, 85) ist ein Scharniergelenk vom Typus Cb; seine dorsale Angel (*Gi.do*) liegt nahe der medialen, seine ventrale Angel (*Gi.ve*) nahe der lateralen Gelenkseite und zugleich mehr proximal. Die Gelenkachse liegt daher nicht ganz vertikal, sondern gegen die Horizontalebene derart geneigt, daß das dorsale Achsenende weiter medial (und hinten) als das ventrale liegt; das hat zur Folge, daß die Ebene des 1. Exopoditgliedes, die bei mediad adduzierter Lage des Gliedes horizontal liegt, bei der lateraden Abduktion nicht ganz horizontal bleibt, sondern sich etwas mediad wendet. Bei seinen Bewegungen, deren Amplitude kaum $^1/_3$ R. ist, gleitet die ventrale Fläche des 1. Exopoditgliedes auf der dorsalen Fläche des Basipoditfortsatzes. — An der lateralen Gelenkseite inseriert ein Apodem (Taf. 20, Fig. 82, *Ap.la*), das tief

in zwei breite Lamellen gespalten ist; die eine geht parallel dem lateralen Gliedrande, die andere zieht schräg in proximo-medialer Richtung durch das Glied. Ein kleineres Apodem (*Ap.me*) entspringt an der medialen Seite der Gelenkhaut nahe am Panzerrande des Basipodites; es ragt distad in das Exopoditglied hinein. Ferner entspringt ein Apodem (Taf. 20, Fig. 84, *Ap.pr*) am proximalen Teil der Dorsalwand des Basipodites, etwas unter dem Knie, welches die mitten über das Glied laufende Längsleiste kurz vor ihrem proximalen Ende macht; es geht quer durch das Glied in ventraler Richtung; seine basale Hälfte ist stark gepanzert; das zerschlitzte Ende seiner lamellösen distalen Hälfte berührt fast die Ventralwand des Gliedes.

Das Gelenk (Typus Ba) zwischen Endopodit und Basipodit (Taf. 20, Fig. 82, 84, 85) hat nur eine Angel (*Gi*), die am proximalen Gelenkende auf der ventralen Gelenkseite liegt. Das Endopodit kann dorso-ventrale und latero-mediale Bewegungen (aber nicht Drehungen um seine Längsachse) ausführen, aber nur von geringer Amplitude (etwa $^1/_4$ R.). Apodeme hat das Gelenk nicht.

Die einzige Stelle, an der der Panzer des 6. Beines, abgesehen von den Gelenkhäuten, häutig unterbrochen ist, liegt am proximalen Teile des Medialrandes des 2. Exopoditgliedes (Taf. 19, Fig. 65, 66); hier ist ein schmaler gepanzerter Randstreifen (*Ir.me*) vom Gliedpanzer auf beiden Gliedflächen durch je einen Hautstreifen getrennt. Das Gelenk zwischen den beiden Exopoditgliedern (Typus Ba) hat nur eine Angel (*Gi*), die in der Mitte der Ventralseite liegt. Das Endglied kann sowohl in der Horizontal- als in der Vertikalebene bewegt werden und sich auch etwas um seine Längsachse drehen; die Bewegungen in der Vertikalebene sind jedoch auf dorsade Beugungen beschränkt; ventrade Beugungen hindert der Stachel am distalen Rande des Panzers der Ventralwand des 1. Gliedes. In der weiten dorsalen Gelenkhaut liegt eine dreieckige Panzerinsel (*Ir.do*), deren distale Spitze durch eine enge Haut mit dem Panzer des 2. Gliedes beweglich verbunden ist. Apodeme fehlen diesem Gelenk.

### 7. Bewegliche Cuticularanhänge.

Es scheint nicht, daß es eine zusammenfassende Darstellung dieser vielgestaltigen Organe für die Crustaceen im Allgemeinen oder auch nur für eine größere Gruppe gibt; für Stomatopoden fehlen auch einzelne Angaben fast ganz. Und doch wäre eine Behandlung des Gegenstandes schon um einer allgemein anwendbaren Nomenklatur erwünscht.

Ehe ich die bei *Squilla mantis* vorkommenden Formen beschreibe und benenne, bemerke ich noch, daß fast alle diese Anhänge aus bieg-

samem, elastischem Chitin bestehen; wenn man sie mit der Nadel biegt, selbst bis zur Knickung, so brechen sie nicht, sondern strecken sich wieder; sie sind also nicht, oder nur schwach verkalkt; das gilt z. B. sogar von den kurzen dicken Dornen am proximalen Lobus der 1. Maxille. Eine Ausnahme machen nur einige Dornen an den Maxillipeden: sie brechen, wenn man sie zu biegen versucht.

### a) Formen.

#### 1. Nadelborsten.

Borsten, die sich von der Basis zum Ende allmählich verjüngen, und deren Länge im Verhältnis zu ihrer Dicke beträchtlich ist; gerade oder schwach gebogen; nackt oder an ihrem distalen Stücke mit kurzen Anhängen (Spitzen) versehen, welche in zwei Längsreihen an gegenüberliegenden Seiten der Borste (also fiederartig) angeordnet sein, aber auch in mehreren Reihen stehen und schließlich so dicht gesetzt sein können, daß sie die Borste ringsum pelzartig einhüllen.

Nackte Nadelborsten bilden den größten Teil des Borstenbesatzes an der konvexen Seite des Endhakens des 3.—5. Maxillipeden; auch die Borsten des Palpus der 1. Maxille und die benachbarten ihres distalen Lobus sind nackt. Andere nackte Borsten entfernen sich vom Typus aber dadurch, daß sie verkürzt und im Verhältnis zur Länge verdickt sind, daß sie öfters in eine minder feine Spitze auslaufen, daß sie stärker chitinisiert und weniger biegsam sind. Von solchen mehr oder minder pfriemförmigen Borsten finden sich einige am 2. und 3. Lobus der 2. Maxille, am 4. Gliede des 3.—5. Maxillipeden; am 5. Gliede des 3.—5. Maxillipeden besetzen sie den dem Endhaken zugekehrten Rand und bilden Gruppen auf der dorsalen Fläche des Gliedes; der Borstenpelz an der Sohle des Endgliedes des Exopodites der Gehbeine wird an beiden Längsseiten und am distalen Ende von ähnlichen Borsten eingefaßt; die auf der ventralen Gliedfläche sind dicker als auf der dorsalen und haben neben sich noch eine Reihe von viel dünneren und kurzen, aber sonst ähnlichen Borsten; eine Pfriemborste steht in der Nähe des Trommelfelles der Antennule und vereinzelte auch längs des proximalen Stückes des Lateralrandes auf der Vorderfläche der Exopodite der Schwimmbeine. An der 1. Maxille werden die erwähnten Nadelborsten (in der Richtung nach dem Ende des distalen Lobus zu) allmählich dicker und steifer und nehmen die Form von nackten Hakenborsten an. Sehr kurze nackte Börstchen, etwas gekrümmt, zuweilen **S**-förmig, finden sich an den Geißelgliedern der Antennule und Antenne.

Zwei- oder mehrreihig mit kurzen Spitzen besetzte Nadelborsten sind die Borsten des Mandibelpalpus, des 2. Gliedes des Putzbeines und des 2. und 3. Gliedes des 3.—5. Maxillipeden; von dieser Art ist auch der größte Teil der Borsten an der 2. Maxille, an der medialen Seite des 3., 4. und 5. Gliedes des Putzbeines, am 4. und 5. Gliede des 3.—5. Maxillipeden; solche Borsten stehen auch auf den Flächen des proximalen Lobus der 1. Maxille (wo sie zwei, aber nicht fiederartig gegenübergestellte Reihen von Anhängen haben), und ähnliche auch an den fingerförmigen Fortsätzen am Medialrande des Exopodites der Schwimmbeine, wo sie aber mehr pfriemförmig sind. Zuweilen sind die Borsten mit den kleinen Anhängen so dicht besetzt, daß sie pelzartig davon überzogen sind und einer Rundfeile mit dichtstehenden Zähnchen gleichen. Solche Nadelborsten finden sich am Putzbein, und zwar schon am 3. Gliede; am 4. Gliede stehen sie an den ventraden Enden der Querreihen von Borsten an der medialen Fläche und bilden das distale Borstenbüschel, am 5. Gliede begleiten sie auf beiden Gliedflächen die unten zu erwähnenden Kamm- und Raspelborsten, und am 6. Gliede (Endhaken) besetzen sie den konvexen Rand des Hakens.

### 2. Fiederborsten.

Die typischen Fiederborsten (an der Squama der Antenne, an den Schwimmbeinen) sind elastische, distad allmählich verjüngte Borsten, die an zwei einander gegenüberliegenden Seiten mit je einer Längsreihe von Fiedern besetzt sind; die Borsten sind randständig und liegen in der Ebene der platten Glieder, deren Ränder sie bekränzen und deren Flächen sie vergrößern; die Fiedern selbst sind bandförmig, und ihre Ansatzpunkte sowie die Ebene dieser Bänder fallen ebenfalls in die Gliedebene. Die Fiedern stehen so dicht, daß sie sich mit ihren Rändern berühren, und die Borsten stehen so dicht, daß die Fiedern der Nachbarn zusammenstoßen oder sich durcheinander schieben. Das distale Stück der Borsten zeigt eine scheinbare Ringelung, die gegen das Borstenende hin undeutlich wird und an den Borsten der Schwimmbeine schärfer ausgeprägt ist als an denen der Squama (wo die Ringel nicht ganz rings um die Borste laufen); wahrscheinlich handelt es sich um quere Furchen; die Ringel sind auf der einen Seite der Borsten in der Mediane unterbrochen; bemerkenswert ist, daß an allen Borsten zwischen je zwei Ringeln mit größter Regelmäßigkeit jederseits zwei Fiedern stehen. Die bandförmigen Fiedern sind an der proximalen Längskante versteift.

Fiederborsten sind alle randständigen Borsten an der Antennensquama, am Basipodit und an den Ästen der Schwimmbeine, am

Endopodit des Schwanzbeines und fast alle am Exopodit des Schwanzbeines, dessen Endglied an seinem Lateralrand mehrere Reihen davon trägt. Auch der von Nadelborsten eingefaßte Borstenpelz an der Sohle des Endgliedes der Gehbeine besteht aus Fiederborsten (s. Monographie, Taf. 5, Fig. 51).

### 3. Behaarte Borsten.

Weicher, minder elastisch als die anderen Borsten, kurz, behaart; die Haare sind rund, gerade, fein, spitz, fehlen am proximalen Teil der Borsten und sitzen am distalen in unregelmäßiger Verteilung, enger oder weitläufiger, zuweilen (Gehbeine) zwei Längsstreifen an der Borste freilassend.

Der größte Teil der Borsten an den Schaftgliedern der Antennule (auf dem Polster am Grunde und mitten an der lateralen Fläche des 1. Gliedes, vier auch in der Nähe des Trommelfelles; ferner am distalen Ende des 2. und am 4. Gliede) und des Endopodites der Antenne ist derart; ferner werden von solchen Borsten die Ränder der Endopodite der Gehbeine bekränzt; weiter findet sich eine etwas unregelmäßige Reihe davon neben dem Lateralrande des Endopodites des Schwanzbeines, und am medialen Rande des 1. Exopoditgliedes des Schwanzbeines wird die Reihe der Fiederborsten nahe vor dem proximalen Randende durch eine kurze Reihe behaarter Borsten unterbrochen.

### 4. Dorn- und Hakenborsten.

Meistens kurz, relativ dick, mit starker terminaler Spitze, gerade oder schwach gebogen, meistens nackt; elastisch bis starr.

Nackte Dornen finden sich am proximalen Teile des Ventralrandes des Handgliedes des Raubbeines, sowie am 4. Gliede und am Vorderrande des 5. (Hand-)Gliedes des 3.—5. Maxillipeden; die dickeren davon sind starr.

Sehr schwach gebogen sind die dicken, starren Dornen am Lateralrande des 1. Exopoditgliedes des Schwanzbeines; sie haben, mit Ausnahme des distalsten, an der distalen, leicht konkaven Seite einen dichten Belag von feinen kurzen Härchen. Am Medialrande des proximalen Lobus der 1. Maxille sitzen kurze, dicke, gerade oder schwach gebogene, nackte Dorn- und Hakenborsten; längere, schwach gebogene Hakenborsten finden sich lateral vom Endhaken des distalen Lobus.

### 5. Ankerborsten.

Die Häkchen der Retinacula sind gedrungene, sehr stark chitinisierte Anker mit krummem Stiel und kurzen, nach einer Seite

hingewendeten Ankerhaken. Da sie auf einer weichen Chitinhaut sitzen, fehlt ihrem Ansatz jede Art von Gelenkbildung, und sie sind nach allen Seiten beweglich (s. Monographie, Taf. 5, Fig. 43, 44).

### 6. Raspel- und Kammborsten.

Die obenerwähnten Nadelborsten, deren distales Stück ringsum mit einem dichten Pelz von feinen, spitzen Anhängen besetzt ist, finden sich auch, wie bemerkt, an der ventralen Kante der medialen Fläche des 4. Gliedes des Putzbeines; diese Fläche ist mit Querreihen dichtstehender Borsten bedeckt, und wenn man die Borsten der einzelnen Reihen von der ventralen zur dorsalen Kante der Fläche verfolgt, so bemerkt man, daß sie sich stark verkürzen, und daß ihre Anhänge ein anderes Aussehen gewinnen: unter den an den längeren Borsten überall gleich langen und dicken Anhängen treten zwei Reihen von dickeren Anhängen hervor, von denen die eine Reihe die andere durch die eigene Länge und die Dicke der Anhänge übertrifft; weiterhin werden die übrigen Anhänge spärlich und verschwinden dann ganz; auch die schwächere der beiden Anhängereihen verschwindet, und die Querreihen bestehen schließlich aus kurzen Borsten, die eine Reihe von kammartig gestellten langen Zähnchen tragen. Ich bezeichne diese Borsten als Kammborsten.

Von den erwähnten, mit einem Spitzenpelz besetzten Nadelborsten lassen sich noch zwei andere Formen von Borsten ableiten, die an der dem Endhaken zugewendeten Seite des Handgliedes des Putzbeines stehen: die Raspelborsten am proximalen, und die Doppelkammborsten am distalen Teile des Gliedes. Die Raspelborsten sind ziemlich gerade oder leicht gebogen, bis kurz vor dem Ende ziemlich gleich dick, ungefähr von der Mitte ab — ähnlich wie die erwähnten Übergangsformen zu den Kammborsten — mit feinen Spitzen und an der konkaven Seite mit zwei Parallelreihen feiner Kammzähnchen besetzt. Die feinen Spitzen aber stehen nicht wie dort unter spitzem Winkel von der Borste ab, sondern legen sich in schräger oder querer Richtung an die Fläche der Borste und übereinander, so daß die Fläche der Borste wie die einer Feile nicht bloß aussieht, sondern auch funktioniert. Man überzeugt sich von diesem Bau der Borste leicht an Stellen, wo der Spitzenbelag abgerieben ist. Außer am Putzbein kommen diese Borsten auch am 5. Maxillipeden vor, wo sie den pelzartigen Besatz an der distalen Fläche des Handgliedes bilden. — Die Doppelkammborsten endlich sind kurz, dick; ihr distales Drittel ist schwach gebogen und trägt jederseits eine Reihe dicker Kammzähne, die so stehen, daß sie eine Mulde bilden; im übrigen sind diese Borsten nackt.

7. Bandborsten
von den kleinen Maxillipeden (Handglied) von *Lysiosquilla*.

8. Ästhetasken.

Sie finden sich ausschließlich an der Sinnesgeißel der Antennulen, am distalen Rande der Glieder des distalen Abschnittes der Geißel, und sind gerade oder leicht gebogene, feinwandige Röhren. Ihr basales Stück (etwa $^1/_6$) ist dicker und dickwandiger als der übrige Teil, der bis kurz vor dem Ende fast den gleichen Durchmesser hat und dann sich plötzlich zu der (durchbohrten?) Spitze verjüngt. Die Wand des basalen Stückes ist porös, wie der Panzer im allgemeinen. Der proximale Abschnitt des distalen, feinwandigen Teiles zeigt eine feine, sehr regelmäßige Längsstreifung, die vielleicht schon im basalen Stück beginnt und scharf abgeschnitten an einer leichten Einschnürung endigt. Die Streifung scheint der Innenfläche der Cuticula anzugehören, nicht dem Plasma; wenigstens sah ich sie besonders gut an Ästhetasken, deren Inhalt von Bakterien aufgezehrt war.

**b) Verbindung mit den Gliedern.**

Die oben beschriebenen Formen von Borsten, Dornen usw. sitzen ausschließlich an den Gliedmaßen; der Rumpf trägt keine beweglichen Cuticularanhänge, wenigstens nicht bei den adulten *S. mantis*; bei anderen Arten finden sich deren am Telson.

Die einfachste Verbindung zwischen Glied und Borste besteht da, wo die Borste auf einem häutigen Abschnitt der Gliedwand aufsitzt; hier kann von einem Gelenk keine Rede sein, da die Gelenkhaut proximad nicht abgegrenzt ist, und ein proximaler Gelenkrahmen nicht existiert. Eine solche Verbindung besteht zwischen den Retinacula der Schwimmbeine und ihren Ankerborsten. Die Gliedhaut geht hier direkt in das Chitin der Ankerborsten über; dieses aber ist hart und auch optisch gegen die Gliedhaut scharf abgegrenzt. Da die Gliedhaut weich und elastisch ist, so können die Ankerborsten sich nach allen Seiten neigen.

Sitzen die Borsten an einer gepanzerten Stelle der Gliedwand, so muß, um ihnen Beweglichkeit zu ermöglichen, der proximale Rand des Borstenpanzers von einer weichen Haut umgeben und durch diese mit dem die Borstenbasis umgebenden Gliedpanzer verbunden sein. Ist diese ringförmige Gelenkhaut ringsum gleich weit, und bietet der Panzer der Glied- und Borstenwand keine Hindernisse dar, so sind die derart eingefügten Borsten allseitig beweglich, und die Winkelgröße ihrer Bewegungen hängt von der Weite und Nachgiebigkeit der Ringhaut ab.

Diese Borsten haben eine gewisse, von den Elastizitätsverhältnissen der Ringhaut bedingte Normalstellung zum Gliede; werden sie vom Beobachter oder durch die Bewegungen des Tieres in eine andere Lage gebracht, so kehren sie alsbald in jene zurück. In dieser Weise angefügt sind wohl die allermeisten Nadelborsten, die Fiederborsten am Ende der Gehbeine, ferner die behaarten Borsten der Antennulen und Antennen. Eine auffällige Eigentümlichkeit findet sich an der Basis der behaarten Borsten, die am Endopodit der Gehbeine und am Schwanzbeine stehen. Hier ist nämlich die Ringhaut zwischen dem Gliedpanzer und dem Proximalrande des Borstenpanzers blasig aufgetrieben, was die allseitige Beweglichkeit dieser Borsten erhöht (s. Monographie, Taf. 5, Fig. 49).

Die Bewegungsrichtungen anderer Borsten sind nun dadurch beschränkt, daß an der einen oder anderen Seite des Borstengelenkes der Gliedpanzer einen Vorsprung hat, der die sich gegen ihn neigende Borste hemmt, und zuweilen hat auch die Borste selbst an der gleichen Seite einen Vorsprung, der auf den der Gliedwand aufstößt. Solche Beschränkungen zeigen sich an manchen Haken-, Stilett- und anderen Borsten; ich will sie im Einzelnen nicht weiter beschreiben, sondern nur auf einige Gelenke hinweisen, die ein besonderes Interesse haben.

Die Fiederborsten an den Schwimmbeinen sind in ihren Bewegungsrichtungen dadurch beschränkt, daß sich an der gepanzerten Vorderwand des kleinen Zapfens, auf dem jede Borste sitzt, ein Vorsprung befindet, auf den ein Vorsprung am Borstenpanzer stößt, wenn die Borste in der Gliedebene liegt; sie kann sich daher nicht nach der Vorderfläche des Gliedes zu neigen, sondern sie kann in der Gliedebene pendeln, sich nach der hinteren Gliedfläche zu neigen, und sich natürlich auch in den aus diesen beiden Richtungen kombinierten Richtungen bewegen; der Verkehrsraum, der für ganz frei bewegliche Borsten halbkugelig sein würde, ist also für diese Borsten auf die Hälfte einer Halbkugel beschränkt. Der Sinn der Einrichtung ist klar: wenn die Schwimmbeine ihre aktive Bewegung ausführen, d. h. von vorne nach hinten pendeln, so stellen sich die Borsten in die Gliedebene ein und vergrößern so die wirksame Ruderfläche der Glieder; pendeln die Beine wieder nach vorne, so neigen sich die Borsten vor dem Widerstand des Wassers nach hinten und verkleinern dadurch seine hemmende Wirkung auf die Vorwärtsbewegung des Rumpfes (an dem Deckblatt des ♂ Copulationsbeines ist die Hemmungsvorrichtung an den Fiederborsten schwächer ausgebildet und fehlt einem Teil der Borsten ganz). — Es ist nun bemerkenswert und läßt auf eine Verschiedenheit der Funktion schließen, daß an den sonst ganz ähnlichen Fiederborsten der Antennensquama und des Schwanzbeines die beschriebene Bewegungs-

hemmung nicht bloß auf einer Gliedfläche, sondern auf beiden ausgebildet ist. Hierdurch sind die Bewegungen der Borsten lediglich auf ein Pendeln in der Gliedebene beschränkt; sie bewegen sich wie in einem Scharniergelenk. Der kleine Zapfen am Gliedrand, auf dem jede Borste sitzt, ist an seiner distalen (dem Gliedende zugekehrten) Fläche weichhäutig, an der gegenüberliegenden Wand aber gepanzert, und am Rande dieses Panzers ragt auf beiden Gliedflächen je ein Vorsprung hervor, auf den ein anderer Vorsprung an der Borstenwand beim Pendeln der Borste gleitet; da die Vorsprünge des Zapfens und der Borste sich immer berühren, so ist ein Überneigen der Borste nach jeder der beiden Gliedflächen zu ausgeschlossen. Aber auch das Pendeln in der Gliedebene ist beschränkt: wenn die Borste ungefähr senkrecht zum Gliedrande steht, so stößt der proximade Teil ihres proximalen Randes bereits auf den gepanzerten Teil des Randzapfens; sie kann sich also nicht weiter proximad neigen, sondern nur aus der senkrechten Stellung distad pendeln.

Ähnlich wie diese Fiederborsten sind auch die dicken Dornen am Lateralrande des Exopodites des Schwanzbeines angefügt; aber ihre Bewegungen in der Gliedebene sind noch beschränkter (höchstens 15°), da sie in tiefe Kerben am Gliedrande eingesenkt sind. Nur der distalste Dorn ist freier beweglich: er kann nicht nur einen Winkel von 40—45° in der Gliedebene beschreiben, sondern kann sich aus dieser Ebene dorsad hinausneigen, da die hemmenden Vorsprünge an der Dorsalfläche seiner Basis fehlen.

Auch die drei Dornen am proximalen Teile des Ventralrandes des Handgliedes des Raubbeines bewegen sich fast ausschließlich in der Gliedebene. In der Ruhe liegen sie distad dem Gliedrande an, und in dieser Lage kann man sie nach beiden Seiten ein wenig aus der Gliedebene herausbiegen; aus dieser Lage können sich die Dornen so weit aufrichten, daß sie zum Gliedrande fast senkrecht stehen, und dann lassen sie sich durchaus nicht senkrecht zur Gliedebene neigen. Diese Beschränkungen der Bewegungs-Ebenen und -Winkel der Dornen sind dadurch hervorgebracht, daß ihre verdickte und mit Vorsprüngen versehene Basis auf drei Seiten von einem Walle des Gliedpanzers umgeben ist, der nur nach der distaden Seite offen ist, und daß an dieser Seite die Gelenkhaut weit ist und sich von hier aus nach beiden Seiten verkürzt.

## Erklärung der Abkürzungen.

*Ab* = Abdomen.
*An* = Antenne.
*Anl* = Antennula.
*an* = anterior.
*ans* = schleifenförmig.
*Ap* = Apodem.
*Arc* = Bogen, Schleife.
*arc* = bogenförmig.
*Bap* = Basipodit.
*bas* = basal.
*Car* = Kiel.
*Cr* = Leiste.
*di* = distal.
*do* = dorsal.
*Fo* = Furche.
*Fol* = Deckblatt.
*Gi* = Gelenkangel.
*Im* = Hautnaht.
*Inc* = Kerbe, Querrinne.
*int* = intermediär.
*Ir* = Panzerstück.
*Iris* = Panzerinsel.
*lar* = Bogenlinie.
*Lo* = Lobus.
*lo* = longitudinal.
*Mnd* = Mandibel.
*me* = medial.
*Mp* = Maxilliped.
*Mx* = Maxille.
*Ol* = Augenstiel.
*Om* = Auge.
*Oml* = Augenstiel.
*Pl* = Falte.
*Plr* = Pleura, Epimer.
*po* = posterior, us.
*pr* = proximal.
*Pr*, *Proc* = Processus.
*Sc* = Schild.
*Ter* = Aus Tergitresten entstandener Hautstreif.
*Th* = Thorax.
*tr* = transversal.
*tu* = röhrenförmig.
*Tu* = Höcker, Wulst.
*u* = hakenförmig.
*ve* = ventral.

---

## Figurenerklärung.

### Taf. 15.

Fig. 1. Die vordere Rumpfhälfte ist durch einen Medianschnitt halbiert; man sieht von der Medianebene her in die linke Hälfte. Die Segmente des Thorax sind ventral flektiert, die häutigen Teile der Tergite gestreckt.

Fig. 2. Vorderste Segmente, Dorsalansicht.

Fig. 3. Dorsalwand der vordersten Segmente, von innen

Fig. 4. Vorderste Segmente, Ventralansicht.

Fig. 5. Oberlippe.

Fig. 6. Rechte Hälfte des Vorderthorax, Dorsalansicht. Der Rückenschild ist längs der Falte *Pl. Sc* abgetrennt, sodaß die lateralen Apodeme (*Ap.lat 1, 2*) sichtbar sind.

Fig. 7. Ventrale Rumpfwand hinter dem Munde von außen. Die beiden Maxillen und das Putzbein sind entfernt.

Fig. 8. Ventralwand des Vorderthorax von innen. (Das Präparat liegt etwas nach rechts gedreht.) Die Maxillipeden sind entfernt.

### Taf. 16.

Fig. 9. Ventralwand des Vorderthorax von außen. Die Maxillen sind in den Rumpfgelenken abgetrennt.

Fig. 10. Sternite des Vorderthorax von außen; das Präparat ist in der Längsrichtung gestreckt, um übereinander gefaltete Skeletstücke der einzelnen Sternite sichtbar zu machen.

Fig. 11. Ventralwand der Unterlippe und Maxillensternit von innen. Das Apodem *Ap.Mx* ist abgeschnitten.

Fig. 12. Rumpfgelenke der Maxillipeden von der lateralen Seite.

Fig. 13. Endophragma von der Lateralseite.

Fig. 14. Mittleres Stück des Mundsegmentes von der Lateralseite; die Mandibel und die umgebende Rumpfhaut sind entfernt, so daß man einen Teil des Endophragmas sieht.

Fig. 15. Endophragma von der Ventralseite.

Fig. 16. Endophragma von der Hinterseite (das Sehnenbüschel des *Ap.po* ist abgeschnitten).

Fig. 17. Endophragma von der Dorsalseite.

## Taf. 17.

Fig. 18. 2. Segment des Mittelleibes (7. Thoraxsegment) von vorne.

Fig. 19. Ventralwand der Mittelleibsegmente und des 1. Abdomensegmentes von innen.

Fig. 20. Ventralwand des letzten Mittelleib- und 1. Abdomensegmentes von außen (Beine abgelöst).

Fig. 21. Dorsalwand der Mittelleibsegmente und des 1. Abdomensegmentes von innen.

Fig. 22. Ventralwand der hinteren Abdomensegmente von innen.

Fig. 23. Rumpfgelenk der rechten Antennule; Lateralwand von innen.

Fig. 24. Rumpfgelenk der rechten Antennule; Lateralwand von außen.

Fig. 25. Schaftglieder der Antennule; laterale Längshälfte von innen.

Fig. 26. Schaftglieder der Antennule; mediale Längshälfte von innen.

Fig. 27. Antenne; Gelenk des Endopodites von der antero-ventralen Seite.

Fig. 28. Glieder und Gelenke der Antenne; Ventralwand von innen.

Fig. 29. Glieder und Gelenke der Antenne; Vorderwand (ein wenig ventral) von außen.

Fig. 30. Antenne. Gelenk des Exopodites von der Ventralseite.

Fig. 31. Antenne. Gelenke des Basipodites und Exopodites von der Dorsalseite.

## Taf. 18.

Fig. 32. Glieder und Gelenke der Antenne; Dorsalwand von innen.

Fig. 33. Mandibel, von der Dorsalseite.

Fig. 34. Putzbein, 1. Glied, Hinterfläche.

Fig. 35. Putzbein, 1. Glied, Vorderfläche.

Fig. 36. Putzbein, laterale Längshälfte des 1. Gliedes von innen.

Fig. 37. 5. Maxilliped, 1. Glied, postero-mediale Fläche.

Fig. 38. 5. Maxilliped, 1. Glied, Vorderfläche.

Fig. 39. 2. Maxille, Hinterwand von innen (nur ein Stück der Vorderwand zwischen dem 2. und 3. Gliede ist stehen geblieben).

Fig. 40. 2. Maxille, proximales Stück, Hinterfläche.

Fig. 41. 2. Maxille, proximales Stück, Vorderfläche.

Fig. 42. 1. Maxille; der häutige Teil der Vorderwand ist da abgetrennt, wo er an die gepanzerten Teile angrenzt (nur ein kleines Stück der Haut mit den Apodemen *Ap.an.pr* und *an.di* ist stehen geblieben), sodaß man ins Innere der Maxille und auf die Innenfläche ihrer Hinterwand sieht.

Fig. 43. Raubbein; 1. Glied, Vorderfläche.

Fig. 44. Raubbein; 1. Glied, Hinterfläche.

Fig. 45. Raubbein; 1. Glied, Medialfläche.

Fig. 46. Raubbein; 1. Glied, laterale Gliedhälfte von innen.

Fig. 47. Raubbein; 2.—3. Glied, Ventralfläche.

Fig. 48. Raubbein; 1.—3. Glied, Ventralwand von innen.

Fig. 49. Raubbein; 3.—5. Glied, ventrale Fläche.

Fig. 50. Raubbein; 3.—5. Glied, dorsale Fläche (bei gestreckten Gliedern).

Fig. 51. Raubbein; 3.—5. Glied, laterale Fläche.

Fig. 52. Raubbein; 3.—5. Glied, mediale Fläche.

## Taf. 19.

Fig. 53. Raubbein; Gelenk des Endhakens. Der Endhaken ist adduziert und in dieser Lage abgeschnitten, zusammen mit der dem Haken zugewendeten Hälfte des Handgliedes, so daß man ins Innere dieses Gliedes sieht.

Fig. 54. Wie Fig. 53; nur ist das Beugeapodem (*Ap.ve*) distad übergeklappt.

Fig. 55. Raubbein, Gelenk des Endhakens, laterale Wand von innen.

Fig. 56. Raubbein, 3.—4. Glied; mediale Wand von innen.

Fig. 57. 4. Abdomenbein, Endopodit, Vorderfläche.

Fig. 58. 4. Abdomenbein, Endopodit, Vorderfläche der Basis des Retinaculum.

Fig. 59. 4. Abdomenbein, Endopodit, Hinterwand der Basis des Retinaculum von innen.

Fig. 60. 4. Abdomenbein, Endopodit, Hinterwand von innen.

Fig. 61. 4. Abdomenbein, Basipodit, Hinterwand von innen.

Fig. 62. 4. Abdomenbein, Basipodit, Vorderwand von innen.

Fig. 63. 4. Abdomenbein, Basipodit (nach vorn übergebogen), Hinterfläche.

Fig. 64. 4. Abdomenbein, Basipodit, Lateralfläche.

Fig. 65. 6. Abdomenbein, Gelenk zwischen dem 1. und 2. Gliede des Exopodites, Ventralfläche.

Fig. 66. 6. Abdomenbein, Gelenk zwischen dem 1. und 2. Gliede des Exopodites, Dorsalfläche.

Fig. 67. 4. Abdomenbein, Exopodit, Hinterwand von innen.

Fig. 68. 4. Abdomenbein, Exopodit, Vorderfläche.

Fig. 69. 3. Gehbein, Endopodit, Medialfläche.

Fig. 70. 3. Gehbein, Endopodit, Vorderfläche.

Fig. 71. 3. Gehbein, Endopodit, Hinterfläche.

Fig. 72. 3. Gehbein, mittleres Stück, Vorderfläche.

Fig. 73. 3. Gehbein, mittleres Stück, Hinterfläche.

Fig. 74. 3. Gehbein, mittleres Stück, Medialwand von innen.

Fig. 75. 3. Gehbein, mittleres Stück, Medialfläche.

Fig. 76. 3. Gehbein, mittleres Stück, Lateralfläche.

Fig. 77. 3. Gehbein, mittleres Stück, Lateralwand von innen.

Fig. 78. 3. Gehbein, Basipodit, Rumpfgelenk, Hinterwand von innen.

## Taf. 20.

Fig. 79. 3. Gehbein, Basipodit, Rumpfgelenk, Hinterfläche.

Fig. 80. 3. Gehbein, Basipodit, Rumpfgelenk, Vorderfläche.

Fig. 81. 3. Gehbein, Basipodit, Rumpfgelenk, Vorderwand von innen.

Fig. 82. 6. Abdomenbein, Gelenke des Basipodites mit den Ästen; Dorsalwand von innen.

Fig. 83. 6. Abdomensegment, lateral, mit den Gelenkrahmen für das 6. Bein.

Fig. 84. 6. Abdomenbein, Basipodit; man sieht durch den Rahmen des Rumpfgelenkes ins Innere des Basipodites.

Fig. 85. 6. Abdomenbein, Basipodit mit Gelenken, Ventralfläche.

Fig. 86. 2. Abdomenbein des ♂, distales Stück des Exopodites, Vorderfläche.

Fig. 87. Ein Teil davon, von der Hinterfläche.

Fig. 88—90. Copulationsapparat am Ende des Endopodites des 1. Abdomenbeines des ♂; Fig. 88, 89 Hinterfläche; in Fig. 88 ist *Fol* abgeschnitten; Fig. 90 Vorderfläche.

# Über eine neue Pontoniide aus dem Golf von Neapel.

Von

**Dr. Heinrich Balß in München.**

Mit 8 Textfiguren.

Unter den mir von Herrn Dr. Gast von der Neapeler zoologischen Station in liebenswürdiger Weise zur Bestimmung anvertrauten Decapoden des Neapeler Golfs befand sich auch eine Pontoniide, die der seltenen Gattung *Amphipalaemon* Nobili angehört, von der bisher erst zwei Arten[1] von den Polynesischen Inseln bekannt sind. Da die Art sich als neu erwies, so mag sie zu Ehren ihres Entdeckers den Namen *Amphipalaemon Gasti* tragen.

Gattung *Amphipalaemon* Nobili.

*Palaemonopsis* (nomen praeoccupatum) Borradaile 1899, in: Willey, Z. Res. Part 4 p. 410.

*Amphipalaemon* Nobili in: Boll. Mus. Z. Anat. Comp. Torino Nr. 402. 1901 pg. 5.

Borradaile hat diese Gattung kurz dahin charakterisiert, daß sie sich von *Palaemon* durch die Abwesenheit eines Mandibulartasters unterscheide und sich vor *Palaemonetes* durch den Besitz nur eines Antennalstachels (also durch den Mangel eines Hepaticaldornes) und durch die Anwesenheit einer dreieckigen Hervorwölbung hinter dem Auge auszeichne — Charaktere, die auch auf unsere Art passen, also das Wesen der Gattung treffen.

Über die Mundgliedmaßen der anderen Arten ist nichts bekannt, außer daß der Mandibulartaster mangelt; bei unserer Art fällt die Reduktion der Exopoditen am 2. und 3. Maxillarfuße auf. Dadurch unterscheidet sie sich von der nahe verwandten Gattung *Ancylocaris* Schenkel.

Borradaile hat die Gattung zur Familie der Palaemoniden gerechnet; nach den neuen Untersuchungen Sollauds (C. Rend. Acad. Sc. Paris

[1] 1. *Amphipalaemon Willeyi* (Borradaile) 1899. Ralun, Neu-Britannien.
2. *Amphipalaemon Seurati* Nobili 1907. Tearia, Polynesien.

Tome 151 1910 pg. 1158—1161) muß sie jedoch zu den Pontoniiden gestellt werden, da das Telson am Ende 6 Dornen trägt.

*Amphipalaemon Gasti* nov. spec.

1 ♀ mit Eiern, von *Corallium rubrum.*

Diese Art zeichnet sich durch die starke Skulptierung von Carapax und Abdomen aus.

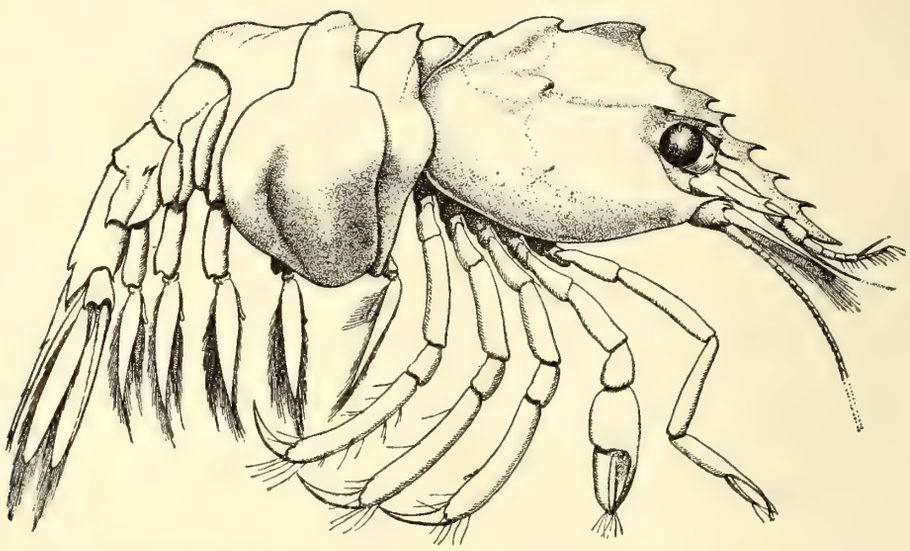


Fig. 1. *Amphipalaemon Gasti*, von der Seite 7 × vergrößert.

Der Carapax trägt in der Mediane eine hohe Crista, die sich nach vorn in das abwärts gebogene Rostrum fortsetzt. Diese Crista ist gezähnt, und zwar trägt sie in der Mitte einen hohen, davor und dahinter je einen kleineren Dorn. Auf der Oberseite des seitlich komprimierten Rostrums stehen in ziemlich gleichen Abständen 5 nach vorn gerichtete kleinere Dornen, während die Unterseite vollkommen unbewehrt ist. Dorsal über den Augen verläuft eine kleine mit 3 Zähnen besetzte Leiste schief nach dem Seitenrande zu, die von oben eine Ausbuchtung schützt, in die die Augen zurückgebogen werden können (Fig. 1). Nach unten wird diese Höhlung durch den verbreiterten Antennalstachel begrenzt, der nach außen gerichtet ist. Auf der Seitenfläche des Carapax stehen in der Mitte 2 größere Tuberkel.

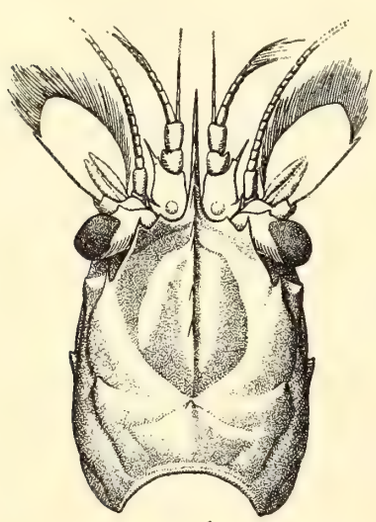


Fig. 2. *Amphipalaemon Gasti*, Frontalregion, 7 × vergrößert.

An der ersten Antenne, deren Stiel vom Rostrum überragt wird, fällt vor allem die starke Verbreiterung und Vergrößerung des Basal-

gliedes auf, das an der Seite einen basalen und einen größeren distalen Stachel entsendet. Die folgenden Glieder sind nur kurz. Die Antennenschuppe ist verbreitert, der Außenrand gerade, der Innenrand gebogen. Der Außenstachel steht ziemlich von der Spitze entfernt. Die Geißeln der zweiten Antenne, die nicht vollständig erhalten sind, waren, wie es scheint, nur kurz.

Fig. 3. Mandibel.

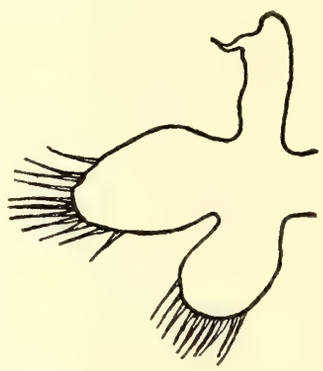


Fig. 4. Erste Maxille.

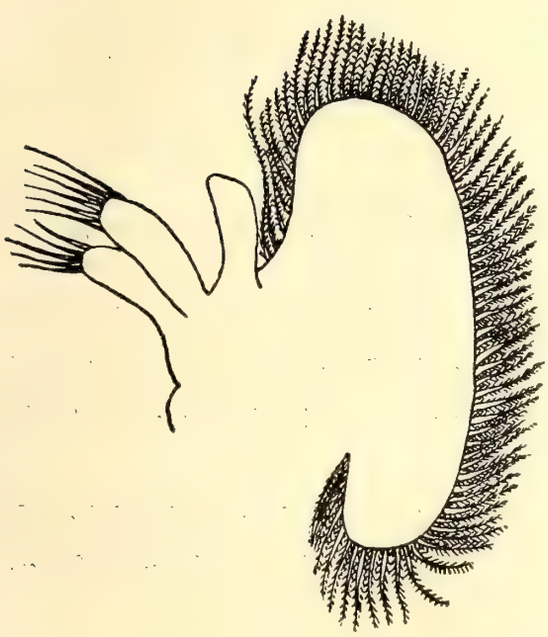


Fig. 5. Zweite Maxille.

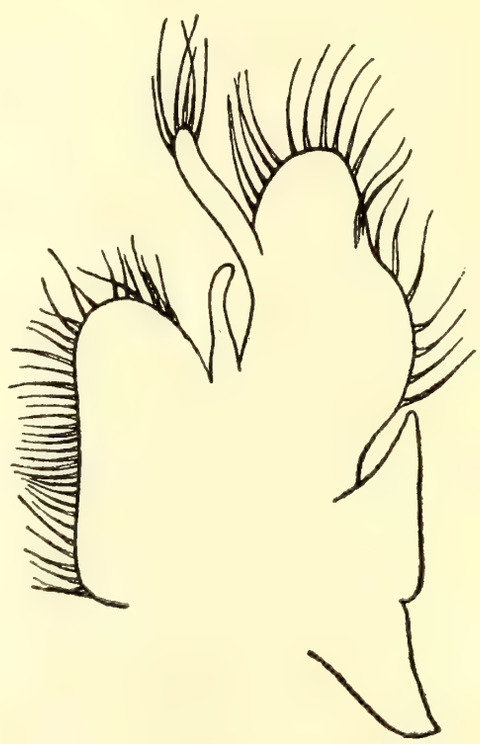


Fig. 6. Erster Maxillarfuß.

Die Augenstiele sind ebenfalls kurz und gerundet, sie tragen in der Mitte der Vorderseite einen Tuberkel.

Die Form der Mundgliedmaßen geht aus den Figuren 3—8 hervor; die Maxillarfüße sind beinförmig, nicht verbreitert.

Die ersten Scherenfüße (Fig. 1) sind etwas länger als die zweiten, was durch die Größe ihres Carpus und ihrer Palma bedingt wird. Die

zweiten Scherenfüße haben vor allem eine merkwürdig gebaute Schere, indem nämlich der feste Finger nach den Seiten verbreitert und so fast löffelförmig ausgehöhlt ist. Ihr Carpus ist nur kurz. An den unter sich gleich langen dritten, vierten und fünften Pereiopoden ist der Propodus stark verlängert, der Carpus nur kurz. Der Dactylus ist stark gekrümmt und von etwa $^2/_5$ Länge des Propodus.

Auch die Abdominalsegmente sind reich skulptiert. Das 1. trägt in der Mediane seines Tergums einen nach vorn gerichteten Stachel,

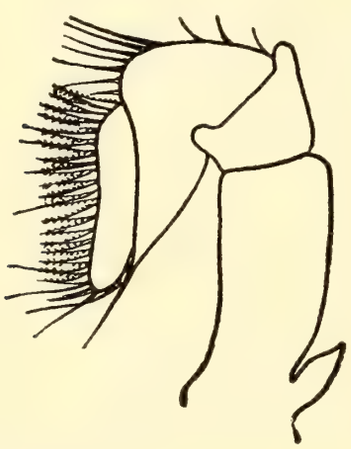


Fig. 7. Zweiter Maxillarfuß.

Fig. 8. Dritter Maxillarfuß.

das 3. überragt das 4. kapuzenförmig, das 5. hat auf der Seitenfläche einen kleinen Dorn. Die Hinterränder des 4., 5. und 6. Segmentes sind tief ausgezackt. Das Telson trägt außer den 4 Seitenrandstacheln 6 kleine Dornen am Ende.

Auf der Ventralseite fällt die ziemlich gute Ausbildung des Thorakalsternums auf, indem die Beine der beiden Seiten sich weit voneinander entfernt inserieren.

Maße: Carapaxlänge: 3 mm; Rostrum: 2 mm; Abdomen: 8 mm.

München im März 1915,

# Das System der dibranchiaten Cephalopoden und die mediterranen Arten derselben.

Von Dr. **Adolf Naef** in Zürich.

Mit 1 Textfigur.

Seit 12 Jahren beschäftigen mich die lebenden Cephalopoden, und die Resultate meiner Arbeiten liegen heute zum großen Teil (2 Bde.) abgeschlossen vor in einer Monographie der Klasse, welche in der »Fauna und Flora des Golfes von Neapel« erscheinen soll*. Durch zahlreiche, in der Hauptsache als Kriegsfolgen zu bezeichnende Umstände wurde aber die Herausgabe dieses Werkes immer wieder verzögert und scheint zurzeit durch die ungeheure Steigerung der Kosten völlig unmöglich zu sein. Die bereits gedruckten Teile sollen darum als 1. Lieferung herausgegeben, für die Publikation der übrigen aber bessere Zeiten abgewartet werden. Um den Schädlichkeiten, die aus dem Veralten des Manuskripts entspringen werden, einigermaßen die Spitze zu brechen und die Frucht vieljähriger Arbeit nicht über Gebühr verkümmern zu lassen, soll in dieser kleinen Schrift wenigstens das System der »Tintenfische« festgelegt und die Benennung der mediterranen Formen geregelt werden, damit sich längst Geordnetes nicht weiter verwickle. Dabei sollen auch die fossilen Gattungen einbezogen, jedoch nur die lebenden mediterranen Arten als solche genannt und, soweit nötig, gekennzeichnet werden.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Dr. G. Grimpe in Leipzig den herzlichsten Dank aussprechen für sachkundige Hilfe und liebenswürdige Gastfreundschaft während der Fertigstellung vorliegender Arbeit.

## A. Allgemeine Übersicht der Dibranchiata Owen 1836.

1. Ordnung: Decapoda Leach 1818 oder 10armige Tintenfische.
   Unterordnung a: Belemnoidea (Belemnitenartige) Naef 1912.
   » b: Teuthoidea (Kalmarartige) Naef 1916.
   » c: Sepioidea (Sepiaartige) Naef 1916.

* Dieses Werk wird im folgenden zitiert als »Cephalopoden«.

2. Ordnung: Octopoda Leach 1818 oder 8armige Tintenfische.

Unterordnung a: Palaeoctopoda (Paläoctopusartige) nov.
» b: Cirroteuthoidea (Cirroteuthisartige) Berry 1920.
» c: Polypodoidea (Octopusartige) nov.

In diesem System sind die Unterordnungen zum Teil neu benannt, zum Teil neu aufgestellt worden. Einige sind zwar von mir bereits in Publikationen verwandt, aber noch nicht ausreichend gekennzeichnet, soweit dies nicht durch die darin eingeschlossenen Formen geschehen ist. Die Bedeutung der Neuerungen liegt vor allem darin, daß sie die natürlichen Beziehungen zwischen lebenden und fossilen Tintenfischen zum Ausdruck bringen, welche bisher vielfach verkannt wurden.

I. Die lebenden Decapoden hat man seit D'Orbigny (1845) in Myopsiden und Ögopsiden eingeteilt, ein Mißgriff, der viel unfruchtbare Diskussion hervorgerufen hat. Seine Zurückweisung erfolgt, ausführlich begründet, in Bd. 1 Kap. 5 der »Cephalopoden«. Hier soll die künstliche Unterscheidung durch eine natürliche ersetzt werden, die auch auf die ausgestorbenen Decapoden anwendbar ist*. Als solche gelten zunächst alle Formen, die nachweislich Haken an Stelle von Saugnäpfen auf den Armen trugen. Denn, wie die Beobachtung der lebenden Tintenfische zeigt, stellen diese Haken ein Produkt postembryonaler Umbildung typischer Decapodennäpfe dar und können keinesfalls aus den stark abweichenden der Octopoden hergeleitet werden. (Cephalopoden Bd. 1 Kap. 3 S. 127—133.)

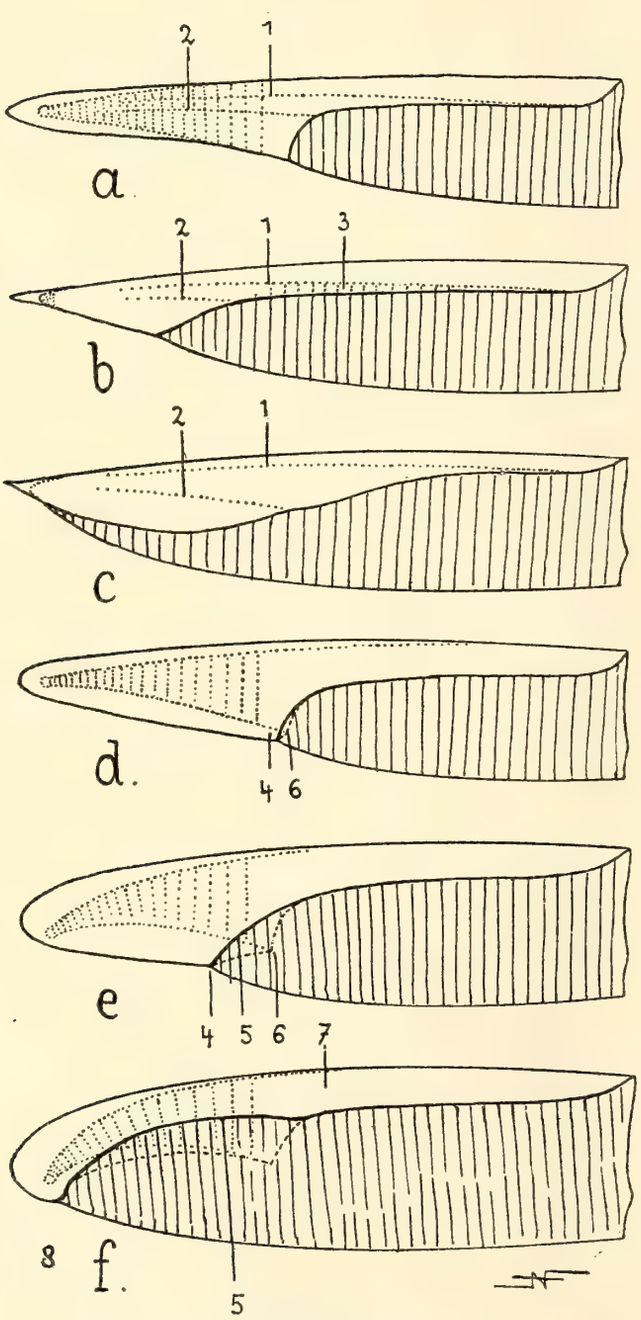
a) Unter den ausgestorbenen Decapoden gehören die meisten Arten und Individuen zu einem Typus, der bei den Belemniten ziemlich rein verwirklicht ist. Wir fassen die ihnen verwandten Formen als Belemnitenartige oder Belemnoidea zusammen und geben dafür folgende Diagnose: B. sind fossile Decapoden mit wohl ausgebildetem, gestrecktem Phragmoconus am Ende des Mantelsackes, die, soweit bekannt, auf allen 10 Armen oder doch einem Teil derselben Haken an Stelle der Saugnäpfe zeigen. — Die letztere Bestimmung könnte durch neue Beobachtungen für manche Vertreter aufgehoben werden. Zurzeit gilt sie allgemein.

---

* Seit 6 Jahren erstrebe ich zur Ergänzung auch eine monographische Bearbeitung der fossilen Tintenfische, welche mir erlauben soll, den Anwendungsbereich der historischen Betrachtungsweise in der Biologie grundsätzlich zu untersuchen. Vgl. über das Spezielle zunächst meine »Studien über fossile Cephalopoden« (Abh. Schweiz. Pal. Ges. 1921). Die ausgiebige Berücksichtigung fossiler Cephalopoden schon an dieser Stelle ist unvermeidlich, falls ein natürliches System begründet werden soll. Doch mache ich darauf aufmerksam, daß deren Betrachtung durchweg auf Grund des Studiums der rezenten Verwandten erfolgt und als Nutzanwendung daraus geboten wird.

Zu dieser Unterordnung gehören außer den eigentlichen Belemniten die Fossilien, die sich an *Aulacoceras*, *Phragmoteuthis*, *Belemnoteuthis*, *Xiphoteuthis*, *Diploconus* (*Conoteuthis*?) und *Vasseuria* anschließen, die je eine besondere Familie charakterisieren. Daß es sich hier um näher verwandte Tiere handelt, braucht dem Kenner nicht bewiesen zu werden; dagegen kann sich mancher fragen, ob sie wirklich »Decapoden« seien. Denn man gibt ja doch neuerdings von den Belemniten an (Crick 1907, Abel 1916), daß sie nur 6 Arme besessen haben. Wie es sich damit wirklich verhalten habe, kann allerdings nicht in jedem Fall auf Grund paläontologischer Tatsachen festgestellt werden; denn es ist zu betonen, daß so unvollständige Petrefakten, wie die erhaltenen sicheren Belemnitentiere sind, eine unmittelbare Feststellung der Armzahl ausschließen. Davon habe ich schon 1914 Herrn Prof. F. Broili in München überzeugt. (Vgl. Zittel-Broili, Grundzüge, 1915.) Und auch dann, wenn regelmäßig genau 3 Armpaare festzustellen wären, würde dies zunächst bloß zu folgenden Betrachtungen Anlaß geben. Wir kennen von den Armen mit Deutlichkeit nur die Doppelreihen von Haken, wie sie auch an rezenten Decapoden beobachtet werden. Sehr vollständig finden wir sie z. B. bei *Gonatus*, dessen Armapparat besonders stark differenziert ist. Aber gerade *G.* trägt auf den Ventralarmen keine Haken, sondern zarte Saugnäpfe. Wenn er fossil erhalten bliebe, böte er daher dasselbe Bild, das uns von den Belemniten gezeichnet wird. Denn auch die Tentakelarme tragen bei Gonatiden entweder keine oder nur vereinzelte Haken, welche sich auf einen kleinen Teil derselben beschränken. Diese Arme fehlen aber bei den fossilen Belemnoidea entweder völlig oder sind von den übrigen nicht zu unterscheiden. Beides kann uns wenig überraschen. Die Tentakel sind, wie sich vergleichend-embryologisch nachweisen läßt (z. B. Cephalopoden Bd. 2 Taf. 23), durch sekundäre Spezialisierung eines normalen Armpaares entstanden zu denken. Andrerseits gehen sie infolge ihrer losen Befestigung mehreren lebenden Arten (*Octopodoteuthis*, *Leachia*, *Chaunoteuthis*) im Verlauf der normalen Entwicklung regelmäßig verloren, offenbar durch einen zur Regel gewordenen Gewaltakt. Um so mehr gilt dies von Leichen, an denen die schlaffen Stiele die Tentakelkeulen wie Fremdkörper nachschleifen. Einige Belemnoidea (*Belemnoteuthis*, *Phragmoteuthis*) weisen sicher 10, andere (*Acanthoteuthis speciosa* = *Belemnites semisulcatus*?) mindestens 8 gleichartige Arme auf. Es ist also zunächst unsicher, ob der Mangel von 1 oder 2 Armpaaren bei den Belemniten vom Erhaltungszustand abhängig ist, oder ob er durch das Fehlen von Haken vorgetäuscht wird. Um so wichtiger ist die Feststellung, daß die Haken an sich einen Decapodencharakter darstellen (Cephalop. Bd. 1 Taf. 12).

Die typische Schalenform der Belemnoiden, auf die wir unsere Systematik aus guten Gründen vor allem stützen, zeigt Textfig. 1a. Wir unterscheiden an diesem (wie bei allen Dibranchiaten völlig innerlichen) Gebilde die typischen Schichten (Ostracum, Hypo- und Periostracum) einer Molluskenschale und die typische Kammerung der Cephalopoden.




Textfigur 1.

Textfig. 1. Schemata zur Herleitung der Teuthoiden- und Sepioidenschulpe und zu ihrer morpholog. Gegenüberstellung.

*a* Urform der Decapoden (*Protodecapus*). *b* Urform der Teuthoidea (*Prototeuthis*). *c* Urform der Metateuthoidea (*Metateuthis*). *d* Belemnoidenform mit massigem Periostracum und deutlicher Ventralkrümmung des Phragmocons, wie zur Ableitung der Sepioidea vorauszusetzen ist. *e* Übergangsform. *f* Urform der Sepioidea (*Protosepioides*).

Diesen Formen kommen folgende fossile Gattungen nahe: *a Belemnites*, *b Plesioteuthis*, *c Palaeololigo*, *d—e Diploconus*, *f Belemnosis*. — Die nur von Haut bedeckte, durchscheinend gedachte Schale ist weiß, der Muskelmantel quergestreift gehalten.

Man beachte bei den Teuthoiden (*b*, *c*) die Verkümmerung des Phragmocons und Periostracums, während die Gliederung der primären Schalenwand durch die äußeren [2] und inneren [1] Asymptoten (vgl. S. 531) erhalten bleibt; bei den Sepioiden (*d*, *e*) die Hineinschiebung des unteren Schalenrandes [6] in den Mantelsack und das Übergreifen des Muskelmantelursprungs auf die Außenseite des Periostracums, zuerst ventral [4], dann seitlich fortschreitend, wodurch auf ihm Differenzierungen (»Seitenkanten«) hervorgerufen werden müssen [5]. 8 »Capitulum«, die Anfangskammer umschließend.

Das Periostracum ist dargestellt durch die »Scheide«, die hinten in das »Rostrum« ausläuft. Das Hypostracum liefert die inneren Verdickungsschichten aus Perlmuttersubstanz, als deren Differenzierungen die Kammersepten und Siphonalduten sich darstellen. Das Ostracum umschließt als »Conothek« den gekammerten »Phragmoconus« und setzt sich nach vorn

in das zungenförmige »Proostracum« fort. Dieses ist die dorsale Begrenzung der Wohnkammer, während die ventrale durch den »Muskelmantel« verdrängt ist (Cephalopoden Bd. 1 Kap. 2, S. 92—94). Das ganze Ostracum wächst am Rande weiter und zerfällt nach der Art dieses Zuwachses in die dorsale Mittelplatte, die Seitenplatten und die Ventralwand. Während die übrigen Teile vorn angebaut werden, wachsen die Seitenplatten lateral und besonders langsam zu. Aus den Zuwachslinien der Conothek wird dieser Vorgang auch bei fehlendem Proostracum deutlich, wobei man erkennt, daß mehr oder weniger scharfe Längslinien die verschiedenen Platten gegeneinander abgrenzen. Die dorsale Mittelplatte heißt nach dem Verlauf der Zuwachslinien auch »Parabolar-«, die Seitenplatte »Hyperbolarfeld«; die letzteres begrenzenden Linien werden ohne Rücksicht auf den wörtlichen Sinn der Bezeichnung innere und äußere »Asymptoten« genannt. — Der Ansatz des Muskelmantels folgt dem freien Schalenrande, wie dies auch bei den Embryonen der rezenten Tintenfische zunächst stets der Fall ist. Die Schale ist im übrigen von einer bloßen Hautfalte bedeckt zu denken und nicht »vom Mantel umwachsen«, wie man zu sagen pflegt. Noch beim Embryo liefert aber diese »Schalenfalte« in Form der Flossen muskulöse Gebilde, welche also zunächst auf der Außenseite der Schale sitzen, von der sie später abrücken können.

b) Einige fossile Decapoden sind den lebenden Loliginiden verwandt und wurden daher durch Quenstedt 1849 mit dem Namen »Loliginiten« belegt. Sämtliche kalmarartige Tintenfische oder »Teuthoidea« (Teuthis, Teuthos bei Aristoteles = Kalmar) unterscheiden sich von dem oben geschilderten Typus vor allem durch die völlige Verkümmerung des Phragmocons, der nie mehr deutliche Septen, Siphonen und Kammern aufweist, auch an Größe zugunsten des Muskelmantels (!) bedeutend zurücktritt. Im übrigen kann man noch dieselben Schalenteile erkennen (Conus und Proostracum, Mittel- und Seitenplatten, Rostrum und Asymptoten), und der allgemeine Charakter dieser Teile kann noch so sehr an die Belemniten erinnern (Textfig. 1 *b*), daß Kenner wie Voltz (1830, 1840) und Agassiz (1843) sie für Belemnitenreste erklärten. Gegenüber solchen »Prototeuthoidea« (z. B. *Geoteuthis*, *Leptoteuthis*, *Plesioteuthis*) finden wir bei *Trachyteuthis*, *Beloteuthis* und *Palaeololigo* eine Annäherung an die rezenten Formen, deren volle Ausprägung uns die letztere Gattung (Textfig. 1 *c*) veranschaulicht. Wir bezeichnen sie darum als Meso-, ihre rezenten fortgeschrittenen Verwandten aber als Metateuthoidea (Loliginidae mit Anhang und Ögopsiden). Bei allen diesen verschmälert sich die schon bei Mesoteuthoiden vorn mehr oder minder spitze Mittelplatte zugunsten der Seitenplatten; der Conus wird noch schwächer

(vielfach flach löffelförmig), und die verbreiterten Seitenplatten liefern mit dem Rest der Conothek ein blattartiges Gebilde, das als »Fahne« von der den Mittelnerv darstellenden Mittelplatte oder »Rhachis« unterschieden wird. An der Fahne unterscheidet man jederseits meist deutlich die Seitenplatte von der »Conusfahne« durch die persistierende »laterale Asymptote« (Cephalopoden, Bd. 1 Kap. 4, S. 146, Textfig. 62). Die Verkalkung rezenter Schulpe dieses Typus ist ganz verschwunden; bei den fossilen war sie wenigstens zum Teil noch erhalten; stets gilt dies wohl von den Prototeuthoidea. Die Schulpe der Teuthoidea nennt man »Gladien«.

c) Ebenfalls wenige fossile, aber zahlreiche lebende Decapoden gehören zur engeren Verwandtschaft der gemeinen *Sepia;* wir nennen sie Sepiaartige oder Sepioidea. Dieser Typus ist bis heute in seinem morphologisch-systematischen Charakter überhaupt nicht erkannt worden und hat darum für uns besonderes Interesse. Wie der der Teuthoidea ist er aus den Belemnoidea herzuleiten, aber auf eine ganz andere Weise. Lassen wir die Scheide eines Belemnoiden (Textfig. **1** *d*) besonders massig werden, so ist eine Verschiebung im Ansatz des Muskelmantels vom freien Schalenrande auf die Außenseite der Scheide denkbar, ebenso eine Zunahme der Ventralkrümmung des Phragmocons, wie schon bei den meisten Belemniten, besonders bei dem vielleicht hier vermittelnden, aber ungenügend bekannten *Diploconus.* Diese beiden Veränderungen der typischen Schalenform charakterisieren die fossilen Sepioidea und die rezenten, soweit bei ihnen nicht weitere, aber anschließende (!) Um- und Rückbildungen vorliegen. Wir haben sie bei einer idealen Mittelform (Textfig. 1, *e*) stärker betont, um dann (Textfig. **1**, *f*) das wirkliche, typische Verhalten primitiver Sepioidea (*Belemnosis*) darzustellen. Wir sehen so eine durchaus eigenartige Form von Schulp entstehen, dadurch gekennzeichnet, daß 1. der Muskelmantel auf der Außenseite der Scheide Wülste und Kanten für seinen Ansatz erzeugt, während 2. die Schalenöffnung, d. h. der freie Schalenrand in den Weichkörper wandert und dort tiefgreifende anatomische Veränderungen bewirkt (*Spirula:* Naef 1913, S. 454—461). Hand in Hand damit geht 3. eine sehr starke Ventralkrümmung des Phragmocons, die eine belemnoide Einfügung desselben in den Tierkörper (Textfig. 1, *a*) an sich schon unmöglich machen würde. Auch dieser neue Typus bedeutet im Vergleich mit dem der Belemnoidea eine Verringerung des passiven Schalenapparats zugunsten aktiver Elemente (Muskelmantel) und stabilisiert außerdem das hydrostatische Gleichgewicht, da die großen Luftkammern nun in den dorsalen Körperteil gelangen. Zu den Sepioidea gehören die fossilen Gattungen *Belemnosis,*

*Beloptera*, *Spirulirostra*, *Spirulirostrina*, *Belosepia*, die als Typen von eben so viel Familien (s. unten) zu gelten haben, und, grosso modo, eine zu *Sepia* führende Reihe darstellen; von rezenten kommen hinzu: *Spirula*, *Idiosepius* und *Sepiola*. Diese Formen sind auch anatomisch enger verwandt und durch die Schalenbildung von *Spirula* mit den fossilen Sepioiden verknüpft. Ähnliches gilt von den heutigen Teuthoiden, deren Zusammengehörigkeit leicht dargetan werden kann (Cephal. Bd. 1 Kap. 5).

Die völlige Selbständigkeit beider rezenter Unterordnungen ergibt die Paläontologie: Obgleich der Sepioidentypus viel jünger ist (Eozän!) als der der Teuthoiden (Lias!), hat er die angestammte Kammerschale (Phragmocon mit Prosipho, Sipho, Septen usw.) teils fast unverändert (*Spirula*), teils umgestaltet (*Sepia*) bis heute erhalten. Die Teuthoiden kennzeichnet die völlige Verkümmerung des Phragmocons.

II. Die lebenden Octopoden zerfallen scharf in zwei Unterordnungen, wozu eine vermittelnde für den fossilen *Palaeoctopus* hinzukommen muß, der eine Zwischenstellung einnimmt, ähnlich der der Belemnoiden. Neu ist die Namengebung: Cirroteuthoidea ersetzt »Pteroti« von Reinhardt & Prosch (1846), »Lioglossa« von Lütken (1882) und »Cirrata« von Grimpe (1916). Polypodoidea steht an Stelle von »Apteri« Reinhardt & Prosch, »Trachyglossa« Lütken und »Incirrata« Grimpe. Daß ich die neuen Bezeichnungen von Grimpe (Zool. Anz. 1916) nicht annehme, obgleich ich seinen sachlichen Ausführungen im allgemeinen zustimme, hat prinzipielle Gründe: Jede systematische Kategorie ist nach meiner Ansicht (Naef 1919, sowie Cephalopoden, Bd. 1, S. 12—15) durch einen Typus zu kennzeichnen und, wo dies nötig wird (alteingewurzelte Namen sind zu respektieren), entsprechend zu benennen. Jedenfalls hat sich die Praxis bewährt, neue Arten durch ein guterhaltenes Individuum, neue Gattungen durch eine bestimmte Art zu charakterisieren und die Familien nach einer typischen Gattung zu benennen. Dieses Prinzip möchte ich auch auf größere Gruppen anwenden, ohne doch den Nomenklaturregeln strikte Geltung dabei zu verschaffen; im Gegenteil: Ich verwende für die Ableitung von Gruppennamen mehrfach die Gattungsbezeichnungen der Alten (*Polypus*, *Teuthis*) und kümmere mich nicht darum, daß die Worte Sepioidea, Belemnoidea auch schon in abweichendem Sinne gebraucht sind. Nachdem sich gerade in unserem Falle gezeigt hat, wie unsicher die diagnostischen Kennzeichen sind, erscheint mein Prinzip der Namengebung doppelt berechtigt. Man hat Apteri mit Flossen, Lioglossa mit Radulae und Cirrata ohne Cirren gefunden und danach die Bezeichnungen immer wieder abgeändert. Hätte man die Pteroti von Anfang an nach der typischen Gattung *Cirroteuthis*, die Apteri nach *Octopus*

(bei Aristoteles, Plinius, Rondelet usw.: *Polypus*) benannt, so wäre nie eine Umtaufe nötig geworden. Neue Bezeichnungen nach einem Merkmal empfehlen sich nur dann, wenn dessen Geltungsbereich endgültig feststeht. Das wird meist nur dort der Fall sein, wo neue Arten nicht mehr entdeckt werden können (große Säuger etwa) oder wenn es sich um positive und sehr spezielle Abweichungen von einem allgemeineren Typus handelt, die für sich allein zur Kennzeichnung ausreichen. Das Vorhandensein von Flossen, Radulae und Cirren aber bedeutet nichts Besonderes, sondern ist für Dibranchiaten typisch (Cephal. Bd. 1 S. 116).

## B. Familien und Gattungen der Tintenfische.

### a) Belemnoidea Naef 1912. †

1. Aulacoceratidae Bernard 1895. *Aulacoceras* Hauer 1860, *Asteroconites* Teller 1885, *Dictyoconites* Mojs. 1902, *Calliconites* Gemm. 1904, *Atractites* Gümb. 1861.
2. Phragmoteuthidae nov. *Phragmoteuthis* Mojs. 1882.
3. Belemnoteuthidae (Zitt. 1885) restr. *Belemnoteuthis* Pearce 1842, *Diploconus* Zitt. 1868, *Conoteuthis* d'Orb. 1842.
4. Belemnitidae Blainv. 1825. *Belemnites* (Lister 1678) Lam. 1799. Die Gattung ist aufgelöst in »Familien«, die ich als Unterfamilien ansehen will: nämlich Polyteuthinae Stolley, Hastatinae Stolley, Cylindroteuthinae Stolley, Pachyteuthinae Stolley, Duvaliinae Pawlow, Oxyteuthinae Stolley, Belemnitellinae Pawlow, Neobelemnitinae Pawlow (pars). Vgl. darüber E. Stolley 1919, Syst. d. Bel., sowie Pawlow 1913.
5. Xiphoteuthidae nov. *Xiphoteuthis* Huxley 1864.
6. Vasseuriidae nov. *Vasseuria* Mun.-Ch. 1880 [1].

### b) Teuthoidea Naef 1916.

#### α) Prototeuthoidea nov. †

1. Plesioteuthidae nov. *Plesioteuthis* Wagn. 1860, *Paraplesioteuthis* nov. [2].
2. Geoteuthidae nov. *Geoteuthis* Münst. 1843 (pars) [3].
3. Belopeltidae nov. *Belopeltis* Voltz 1840[4], *Parabelopeltis* nov.[5], *Loliginites* Quenst. 1849 (pars) [6].
4. Leptoteuthidae nov. *Leptoteuthis* H. v. M. 1834.

#### β) Mesoteuthoidea nov. [7]. †

1. Trachyteuthidae nov. *Trachyteuthis* H. v. M. 1846, *Glyphiteuthis* Reuß 1870 (?).

2. Beloteuthidae nov. *Beloteuthis* Münst. 1843.
3. Palaeololiginidae nov. *Palaeololigo* nov.[8].
4. Kelaenidae nov. *Kelaeno* Münst. 1842.

γ) Metateuthoidea myopsida (d'Orb. 1845)[9].

1. Loliginidae Steenstr. 1861 (als »Loliginei«). *Loligo* Lam. 1799, *Sepioteuthis* Blainv. 1824, *Loliolus* Steenstr. 1856, *Doryteuthis* Naef 1912, *Alloteuthis* (Naef MS) Wülker 1920[10].
2. Promachoteuthidae Naef 1912. *Promachoteuthis* Hoyle 1885.
3. Lepidoteuthidae Naef 1912[11]. *Lepidoteuthis* Joubin 1895.

δ) Metateuthoidea oegopsida (d'Orb. 1845).

1. Bathyteuthidae Pfeff. 1912. *Bathyteuthis* Hoyle 1885, *Ctenopteryx* Appellöf 1889.
2. Gonatidae Hoyle 1886. *Berryteuthis* nov.[11a], *Gonatus* Gray 1849, *Gonatopsis* Sasaki 1920.
3. Enoploteuthidae Chun 1910. a) Pyroteuthinae: *Pyroteuthis* Hoyle. 1904, *Pterygioteuthis* Fischer 1896, b) Lycoteuthinae: *Lycoteuthis* Pfeff-1900, *Lampadioteuthis* Berry 1916, *Nematolampas* Berry 1913, c) Enoploteuthinae: *Enoploteuthis* Fér. & d'Orb. 1844, *Abralia* Gray 1849, *Abraliopsis* Joubin 1896, *Ancistrochirus* Gray 1849, *Thelidioteuthis* Pfeff. 1900[12].
4. Onychoteuthidae Gray 1849. *Onychoteuthis* Lichtenstein 1818, *Ancistroteuthis* Gray 1849, *Teleoteuthis* Verr. 1885 = (*Onykia* Lesueur 1821 (part.), *Chaunoteuthis* Appellöf 1891, *Tetronychoteuthis* Pfeff. 1900, *Moroteuthis* Verr. 1881.
5. Neoteuthidae nov.[13]. *Neoteuthis* nov. (Vgl. Cephal. Bd. 1 S. 48.)
6. Octopodoteuthidae Berry 1912. *Octopodoteuthis* Rüpp. 1844, *Cucioteuthis* Steenstr. 1882.
7. Histioteuthidae Verr. 1881. *Histioteuthis* d'Orb.[14] 1839, *Calliteuthis* Verr. 1880 (*Stigmatoteuthis* Pfeff. 1900), *Histiopsis* Hoyle 1885, *Meleagroteuthis* Pfeff. 1900.
8. Architeuthidae Pfeff. 1900. *Architeuthis* (Steenstr. 1857) Verr. 1880.
9. Brachioteuthidae Pfeff. 1908. *Brachioteuthis* Verr. 1881.
10. Chiroteuthidae Gray 1849. a) Chiroteuthinae: *Chiroteuthis* d'Orb. 1839, *Chiroteuthoides* Berry 1920, *Chirosoma* Joubin 1912, b) Mastigoteuthinae: *Mastigoteuthis* Verr. 1881 (*Idioteuthis* Sasaki 1916), *Joubiniteuthis* Berry 1920, c) Grimalditeuthinae (Grimalditeuthidae Pfeff. 1900[15]): *Grimalditeuthis* Joubin 1898. *Enoptroteuthis* Berry 1920.

11. Cranchiidae Gray 1849. a) Cranchiinae: *Cranchia* Leach 1817, *Leachia* Lesueur 1821, *Pyrgopsis* Rochebr. 1884, *Liocranchia* Pfeff. 1884, *Liguriella* Issel 1908; b) Taoniinae: *Phasmatopsis* Rochebr. 1884, *Toxeuma* Chun 1906, *Taonius* Steenstr. 1861, *Desmoteuthis* Verr. 1882, *Megalocranchia* Pfeff. 1884, *Taonidium* Pfeff. 1900, *Crystalloteuthis* Chun 1906, *Phasmatoteuthion* Pfeff. 1912, *Galiteuthis* Joubin 1898, *Corynomma* Chun. 1906, *Bathothauma* Chun 1906, *Verrilliteuthis* Berry 1916, *Leucocranchia* Joubin 1912, *Henseniotheuthis* Pfeff. 1900, *Sandalops* Chun 1906, *Helicocranchia* Massy 1907, *Teuthowenia* Chun 1910 [16].
12. Ommatostrephidae Gill 1871. *Illex* Steenstr. 1880, *Todaropsis* Girard 1889, *Nototodarus* Pfeff. 1912, *Ommatostrephes* d'Orb. 1835, *Dosidicus* Steenstr. 1857, *Hyaloteuthis* Gray 1849, *Sthenoteuthis* Verr. 1880, *Symplectoteuthis* Pfeff. 1900, *Eucleoteuthis* Berry 1916.
13. Thysanoteuthidae Keferst. 1866. *Thysanoteuthis* Troschel 1857.
14. Psychroteuthidae Thiele 1912. *Psychroteuthis* Th. 1921 [13].

c) Sepioidea Naef 1916.

1. Belemnosidae nov.† *Belemnosis* Edwards 1849 [17].
2. Belopteridae nov.† *Belopterina* Mun.-Ch. 1872, *Beloptera* (Desh.) Blainv. 1825, *Belopterella* nov. [18].
3. Belosepiellidae nov. [19]† *Belosepiella* Alessandrini 1905.
4. Spirulirostridae nov.† *Spirulirostra* d'Orb. 1841, *Spirulirostrella* nov. [20].
5. Spirulirostrinidae nov.† *Spirulirostrina* Canavari 1892 [21].
6. Spirulidae (d'Orb. 1826) Owen 1836. *Spirula* Lam. 1801.
7. Sepiidae Keferstein 1866. a) Belosepiinae nov†: *Belosepia* Voltz 1830, b) Sepiinae nov.: *Sepia* L. 1758, *Sepiella* Gray 1849, *Hemisepius* Steenstr. 1875, *Metasepia* Hoyle 1885.
8. Idiosepiidae Appellöf 1898. *Idiosepius* Steenstr. 1881, *Naefidium* Grimpe 1920 [22].
9. Sepiolidae Keferstein 1866. a) Sepiadariinae Naef 1912: *Sepiadarium* Steenstr. 1881, *Sepioloidea* d'Orb. 1845, b) Rossiinae Naef 1912: *Rossia* Owen 1834, *Semirossia* Steenstr. 1887, c) Heteroteuthinae Naef 1912: *Heteroteuthis* Gray 1849, *Nectoteuthis* Verr. 1883, *Iridoteuthis* Naef 1912, *Stoloteuthis* Verr. 1881, d) Sepiolinae Naef 1912: *Sepiolina* Naef 1912, *Euprymna* Steenstr. 1887, *Sepiola* Leach 1817, *Sepietta* Naef 1912, *Rondeletiola* nov. [23].

d) Palaeoctopoda nov. †

1. Palaeoctopodidae Dollo 1912. *Palaeoctopus* Woodw. 1896.

e) Cirroteuthoidea Berry 1920.

1. Vampyroteuthidae Thiele 1915. *Vampyroteuthis* Chun 1903, *Watasella* Sasaki 1920, *Melanoteuthis* Joubin 1912, *Laetmoteuthis* Berry 1913, *Hymenoteuthis* Thiele 1916.
2. Cirroteuthidae Keferstein 1866. *Cirroteuthis* Eschricht 1836. *Stauroteuthis* Verr. 1879, *Froekenia* Hoyle 1908, *Cirrothauma* Chun 1911, *Chunioteuthis* Grimpe 1916.
3. Opisthoteuthidae Verr. 1896. *Opisthoteuthis* Verr. 1883.

f) Polypodoidea nov.

α) Ctenoglossa nov.[24].

1. Amphitretidae Hoyle 1886. *Amphitretus* Hoyle 1885.
2. Bolitaenidae Chun 1911. *Bolitaena* (Steenstr. 1859, Hoyle 1886) Chun 1904, *Eledonella* Verr. 1884 (*Japetella* Hoyle 1885), *Vitreledonella* (?) Joubin 1918.

β) Heteroglossa nov.

1. Octopodidae d'Orb. 1845. *Octopus* Lam. 1799, *Eledone* Leach 1817, *Velodona* Chun 1915, *Cistopus* Gray 1849, *Pinnoctopus* d'Orb. 1845.
2. Argonautidae Naef 1912. a) Argonautinae nov.: *Argonauta* L. 1758 *Ocythoë* Rafinesque 1814, b) Tremoctopodinae nov.: *Tremoctopus* D.-Ch 1829, *Alloposus* Verr. 1880.

## C. Liste der mediterranen Arten.

1. *Loligo vulgaris* Lam. 1799.
2. *Loligo Forbesi* Steenstr. 1856.
3. *Alloteuthis media* (L. 1767) (Naef MS) Wülker 1920 (= »Loligo« *Marmorae* Vérany 1840[25]).
4. *Alloteuthis subulata* (Lam. 1799) nov. = »Loligo« *media* Jatta 1896.
5. *Ctenopteryx siculus* (Vér. 1851) Pfeff. 1900.
6. *Pyroteuthis margaritifera* (Rüpp. 1844) Hoyle 1904.
7. *Abralia Veranyi* (Rüpp. 1844) Hoyle 1909.
8. *Abraliopsis Morrisi* (Vér. 1837) Pfeff. 1900.
9. *Thelidioteuthis Alessandrinii* (Vér. 1851) Pfeff. 1900[26].
10. *Gonatus Fabricii* (Licht. 1818) Steenstr. 1880.
11. *Onychoteuthis Banksi* (Leach 1817) Fér. & d'Orb. 1839.
12. *Chaunoteuthis mollis* Appellöf 1891 (!)[27].
13. *Ancistroteuthis Lichtensteini* (d'Orb. 1839) Gray 1849.
14. *Octopodoteuthis Sicula* Rüpp. 1844.

15. *Calliteuthis reversa* Verr. 1880[28].
16. *Histioteuthis Bonelliana* (Fér. 1835) d'Orb. 1839.
17. *Brachioteuthis Riisei* (Steenstr. 1882) Chun 1910.
18. *Chiroteuthis Veranyi* (Fér. 1835) d'Orb. 1839.
19. *Galiteuthis armata* Joubin 1898.
20. *Leachia cyclura* Lesueur 1821[29].
21. *Liocranchia Reinhardti* (Steenstr. 1856) Pfeff. 1884.
22. *Illex Coindeti* (Vér. 1837) Steenstr. 1880.
23. *Todaropsis Eblanae* (Ball 1841) Posselt 1893.
24. *Ommatostrephes sagittatus* (Lam. 1799) d'Orb. 1848.
25. *Sthenoteuthis Bartrami* (Lesueur 1821) Verr. 1880.
26. *Thysanoteuthis rhombus* Troschel 1857.
27. *Sepia officinalis* L. 1758.
28. *Sepia Orbignyana* Fér. 1826.
29. *Sepia elegans* d'Orb. 1839.
30. *Spirula spirula* (L. 1758) Hoyle 1909[30].
31. *Rossia macrosoma* (Delle Chiaje 1829) d'Orb. 1839.
32. *Heteroteuthis dispar* (Rüpp. 1845) Gray 1849.
33. *Sepiola Steenstrupiana* Levy 1912.
34. *Sepiola aurantiaca* Jatta 1896.
35. *Sepiola ligulata* Naef 1912.
36. *Sepiola Rondeleti* Steenstr. 1856.
37. *Sepiola affinis* Naef 1912.
38. *Sepiola intermedia* Naef 1912.
39. *Sepiola robusta* Naef 1912.
40. *Rondeletiola minor* Naef (1912) nov. gen.[31].
41. *Sepietta Oweniana* (Pfeff. 1908) Naef 1912.
42. *Sepietta obscura* Naef 1916.
43. *Sepietta neglecta* Naef 1916.
44. *Octopus vulgaris* Lam. 1799[32].
45. *Octopus Salutii* Vérany 1837 (= *Saluzzi* 1840).
46. *Octopus macropus* Risso 1826.
47. *Octopus Defilippii* Vérany 1851.
48. *Octopus tetracirrus* Delle Chiaje 1829.
49. *Octopus unicirrus* (Delle Chiaje MS) d'Orb. 1839.
50. *Eledone moschata* (Lam. 1799) Leach 1817.
51. *Eledone cirrosa* (Lam. 1799) Fér. & d'Orb. 1838.
52. *Tremoctopus violaceus* Delle Chiaje 1829.
53. *Ocythoë tuberculata* Rafinesque 1814[33].
54. *Argonauta argo* L. 1758.

## D. Anmerkungen.

1. *Vasseuria* ist durchaus belemnoid und hat nichts mit den Sepioiden, besonders *Belemnosepiella* gemein. (Vgl. Ceph., Bd. 1 S. 147.) *Xiphoteuthis* gehört vielleicht zu *Atractites*, wie schon Bernard annimmt; *X.*-artige Proostracumfragmente (7) fand ich unter *A.* in der Bayrischen Staats(Schau-)sammlung und abgebildet bei Mojsisowics 1902, Taf. 16 Fig. 2 (vergl. Taf. 15 Fig. 2), freilich als Rostra gedeutet. Die Proostraca der Aulacoceratiden kennen wir leider nicht.

2. Hierher zunächst die wohlbekannte »*Geoteuthis*« *sagittata* Münst. 1843, die als Typus der Familie betrachtet werden darf. (Vgl. Ceph., Bd. 1, S. 137 Textfig.)

3. Hierher »*Belopeltis*« *simplex* (Voltz 1840) (= *G. lata* = *G. Orbignyana* Münst. 1843).

4. Hierher »*Loligo*« *Aalensis* (Zieten) 1830 (= *L. Bollensis* (Ibid.) = *Geoteuthis Bollensis* Münst. 1843).

5. Hierher »*Geoteuthis*« *flexuosa* Münst. 1843, eine durchaus eigenartige, zu den Geoteuthiden überleitende Form.

6. Hierher *L. coriaceus* Quenst. 1849 (= *Teudopsis Agassizi* Desl. 1835).

7. Vgl. Ceph., Bd. 1 S. 145. Eine Übergangsgruppe ohne scharfe Prägung, doch können ihre Vertreter nicht anderswo untergebracht werden.

8. »*Teuthopsis*« aus dem Malm (Wagner 1860) hat nichts mit »*Teudopsis*« Deslongchamps zu tun, welche Liasschulpe (nämlich sowohl *Loliginites coriaceus* s. oben, als auch *Beloteuthis Bollensis* ähnliche Formen) umschließt; daher der neue Name! (Vgl. Ceph., Bd. 1 S. 146.)

9. Die Unterscheidung Oegopsida-Myopsida d'Orb. wird hier auf die rezenten Teuthoidea beschränkt, die als »Metateuthoidea« enger zusammengehören (vgl. Ceph., Bd. 1 Kap. 5).

10. Hier ein neuer Gattungsname für die alte *Teuthis* Gray (vgl. Naef 1912, Zool. Anz. Bd. 39, S. 743—748). Den Namen »Teuthis« hat bereits Aristoteles für die Gattung gebraucht. Später wurde er aber durch Linne an einen Fisch vergeben. Berry schlug darum (1913, Zool. Anz.) *Acroteuthis* vor. So heißt aber seit Stolley 1911 ein Belemnit. In meinem MS steht seit 1916 *Alloteuthis*; dieser Name gelangte als Korrektur in einem Separatum an G. Wülker und wurde von ihm (Mai 1920) in den »Ceph. d. roten Meeres« für »*Loligo*« *media* verwandt. Berry schlägt (Okt. 1920) *Acruroteuthis* vor.

11. Wie ich 1912 dargetan habe, gehören *Promachoteuthis* und *Lepidoteuthis* als besondere Typen zu den Myopsiden, letztere namentlich wegen des Ursprungs der Art. genitalis.

11a. Hierher *Gonatus magister* Berry 1913.

12. Pfeffer (1912) stört die Einheit der Familie durch die Hereinziehung der Octopodoteuthidae und stellt die Lycoteuthinae ganz unrichtig zu den Onychoteuthidae. Berry (1916) schafft eine eigene Familie für *Lampad.* Kennzeichnend für die Enopl. sind äußerlich die Merkmale des Buccaltrichters (8teilig!), besonders auch dessen (äußere) ventrale Heftung, sowie die einspitzigen Radulazähne.

13. Vgl. Ceph., Bd. 1, S. 48, Fußnote! Hierher auch wohl »*Octopodoteuthis* spec.« Thiele 1921 (Südp.-Exp. Taf. 54 Fig. 13, 14) als *Neoteuthis Thielei* nov. spec. Die »Psychroteuthidae« desselben Autors scheinen mir problematisch. Jedenfalls stellt Taf. 53 Fig. 13 anscheinend einen Histioteuthidententakel dar. Der Gladius (Fig. 9) könnte auch einem Loliginiden gehören.

14. Zur Unterscheidung der Jugendstadien von *Histioteuthis* und *Histiopsis* Hoyle vgl. Ceph., Bd. 1, Taf. 3 Fig. 2!

15. *Grimalditeuthis* gehört durchaus in die nahe Verwandtschaft der Chiroteuthinae; es heißt die natürlichen Bindungen übersehen, wenn man der bequemeren Diagnose zuliebe eine besondere Familie für sie schafft.

16. Mehrere von diesen »Gattungen« sind Jugendzustände anderer; so gehört »*Pyrgopsis*« zu *Leachia.*

17. Vgl. Ceph. Bd. 1, S. 49. *Belemnosis* ist aber nach dem Vorstehenden der Ausgangstypus aller Sepioiden, bei dem die scharfen Seitenkanten erst durch runde Wülste vertreten sind (Textfig. 1, *f*, 5).

18. Hierher *Beloptera cylindrica* v. Koenen, eine einfache, wenig spezialisierte Grundform der Belopteriden.

19. *Belosepiella* ist durch Scheiden vertreten, die denen von *Beloptera* ähneln, sobald man annimmt, daß bei letzterer das mächtige Rostrum verkümmere, während die Seitenplatten am Hinterende sich vereinigen (vgl. Abel 1916, S. 146!).

20. Hierher die eigenartige *Spirulirostra Szainochae* Wojcik 1903, die vielleicht eine besondere Familie bilden müßte. Die Spiralkrümmung ist fast aufgegeben, ein äußeres »Capitulum« fehlt (vgl. Textfig. 1, *f*).

21. *Spirulirostrina Lovisatoi* ist eine höchst interessante Übergangsform zwischen *Spirulirostra* und den Sepiiden (vgl. »Studien über fossile Ceph.« I), an welche die fossile *Belosepia* sich am engsten anschließt. Doch ist sie trotz dem typischen Sipho und den ventral eingekrümmten Anfangskammern in der Gesamterscheinung durchaus sepienartig. Der Mantelsack ist allerdings, wie bei den meisten fossilen Sepioiden, lateral und nicht dorsoventral zusammengedrückt zu denken.

22. Zu dieser eigenartigen Familie, aus deren Entwicklungsgeschichte noch am ehesten Anklänge an den primären Bau der Sepioidea zu erwarten sind, gehören außer *Idiosepius pygmaeus* Steenstr. mit Sicherheit *Idiosepius* (»Loligo«) *Picteti* Joubin 1894 (nach Grimpe 1920, Zool. Anz. Bd. 51, S. 210 »Naefidium«), *Idiosepius* (»Microteuthis«) *paradoxa* Ortmann 1888, sowie *Idiosepius* (»Cranchia«) *mimina* Fér. 1835 (»Loligo« *minima* Fér. & Orb. 1839, S. 319).

23. Die zahlreichen Arten der Sepiolinae habe ich (1912, 1916) auf Grund der Hectocotylisation unterscheiden gelehrt. Hier sei bemerkt, daß ganz entsprechende Verschiedenheiten wie an den Copulationsorganen der ♂ auch an denen der ♀ (»bursa copulatrix«, Naef 1916) vorkommen, wodurch deren Wert als Artmerkmale besonders betont erscheint. Dabei muß aber in Betracht gezogen werden, daß der Grad der Reife und die mit der Begattung und Befruchtung zusammenhängenden Vorgänge während des individuellen Lebens sehr starke Umbildungen bedingen (vgl. Ceph., Bd. 1, Kap. Sepiolidae). *Rondeletia* (Naef 1916) ist vergeben und soll weiterhin durch *Rondeletiola* ersetzt werden.

24. Die kammartigen, mehrspitzigen seitlichen Radulazähne geben der Zusammenfassung dieser Typen, die ich schon 1912 (Zool. Anz. Bd. 40, S. 196) als nötig empfand, ein stärkeres Gewicht, weil es sich dabei um eine durchaus eigenartige Spezialisation handelt, während die diagnostischen Kennzeichen im übrigen zu allgemein und unbestimmt sind. Die Heteroglossa besitzen, zum Teil nach Familien und Unterfamilien abweichend, verschiedene Radulaformen. Danach kann man z. B. feststellen, daß »*Bolitaena*« *microcotyla* Hoyle 1904 zu den Tremoctopodinen (*Alloposus*), nicht zu den Bolitäniden gehörte.

25. Diese Art ist bei Linne 1767 nur durch Hinweis auf Rondelet gekennzeichnet; dieser aber beschreibt als *Loligo parva* Véranys *L. marmorae*. Will man bei Linne die Kennzeichnung durch Rondelet nicht gelten lassen, so tritt letzterer Name als gültig ein.

26 u. 27. Diese Arten liegen mir nur in Jugendstadien vor,

28. *Calliteuthis reversa* Verrill ist gar nicht identisch mit *Loligo Meneghinii* Vér. Letztere stellt vielmehr eine junge *Octopodoteuthis Sicula* dar (Armlänge, Flossenform, Keule!), Verrills Name muß also gegen Pfeffer 1912 wieder eingeführt werden. Ob die mediterrane Art mit der atlantischen völlig identisch ist, erlaubt das mir vorliegende Material nicht zu entscheiden. Ich sehe die Mittelmeerstücke als eine besondere Varietät (*mediterranea*) an.

29. Zu dieser Gattung gehören die »Pyrgopsis«arten Pfeffers als Jugendformen. Danach müßte auch ein Unikum, nämlich *Pyrgopsis*

(»Loligopsis«) *zygaena* (Vérany 1851) eine *Leachia* sein, und nichts spricht dagegen, sie zu *Leachia cyclura* Les. zu stellen. Doch handelt es sich um ein frühes, noch durchaus indifferentes (typisches) Cranchiidenstadium, das man auch zu *Liocranchia* stellen könnte. Das Vorkommen von *Leachia* im Mittelmeer bleibt also unsicher. Dagegen haben mir in der Leipziger Sammlung (aus dem Messina-Material von Carus) gute Stücke von *Liocranchia Reinhardti* zum Studium vorgelegen.

30. Tiere von *Spirula* sind nicht im Mittelmeer gefunden worden, wohl aber angeschwemmte Schalen (Tunis, Balearen).

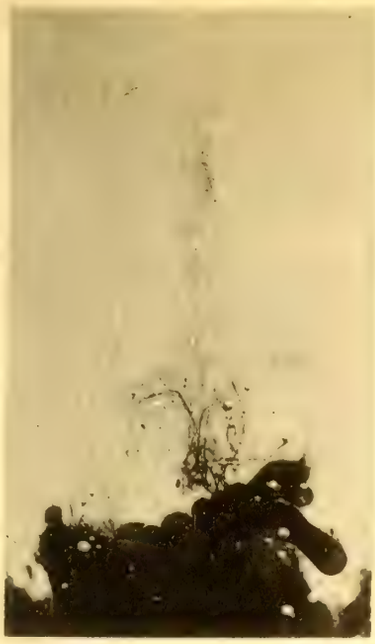
31. Über die eigenartigen Leuchtorgane dieser Form, über die ich kurz vorläufig mitgeteilt habe (1912, 1916), hat seither Pierantoni sehr bemerkenswerte Untersuchungen angestellt, die darzutun scheinen, daß die rätselhaften accessorischen Nidamentaldrüsen der Decapoden bakterienkultivierende Organe sind und in den zu Leuchtdrüsen differenzierten Teilen der Sepioliden unter anderen symbiotische Leuchtbakterien enthalten. (Leuchten accessorischer Nidamentaldrüsen kann man auch bei *Sepia* beobachten.) Rätselhaft bleibt die offenbare Beziehung zum Geschlechtsapparat (vgl. darüber Ceph., Bd. 1 Kap. Sepiolidae.)

32. Die Namen Schneiders (1784) für *Octopus* und *Eledone* (»Polypus«, »Moschites«), die Hoyle 1901 wieder eingeführt hatte, sind nach Grimpe (1920) ungültig und werden hier gestrichen. Zu *Octopus* werden auch die »Scaeurgus«arten gestellt. Denn die linksseitige Hectocotylisation kann nicht als Gattungsmerkmal gelten, da sogar bei einzelnen Arten (*Illex Coindeti* z. B.) der Hectocotylus bald rechts, bald links sitzt. Auch haben nächste Verwandte von »*Scaeurgus*« *tetracirrus*, z. B. *O. Hoylei* (vergl. *patagiatus*) Berry 1914 den Hectocotylus rechts. Bei *Eledone cirrosa* beobachtete Appellöf 1893 beiderseitige Hectocotylisation. Dasselbe sah ich öfter bei Sepiolinae.

33. Die Argonautiden sind eine durchaus geschlossene Gruppe und der der Octopodiden gegenüberzustellen. Unter ihnen bilden die Tremoctopodinae und Argonautinae nach der Hectocotylisation und Radulabildung natürliche Unterfamilien. Die ganze Familie ist ovovivipar und zeigt eine eigenartige Brutpflege, deren Instrument die Argonautaschale darstellt. Bei *Ocythoë* ist dieses durch völlige Viviparie unnötig geworden, bei *Tremoctopus* findet sich in Form knebelartiger Laichträger ein »primitives« Homologon der Argonautaschale (vgl. Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich 1919).

Ein vollständiges Literaturverzeichnis bringt die Monographie.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



*1*

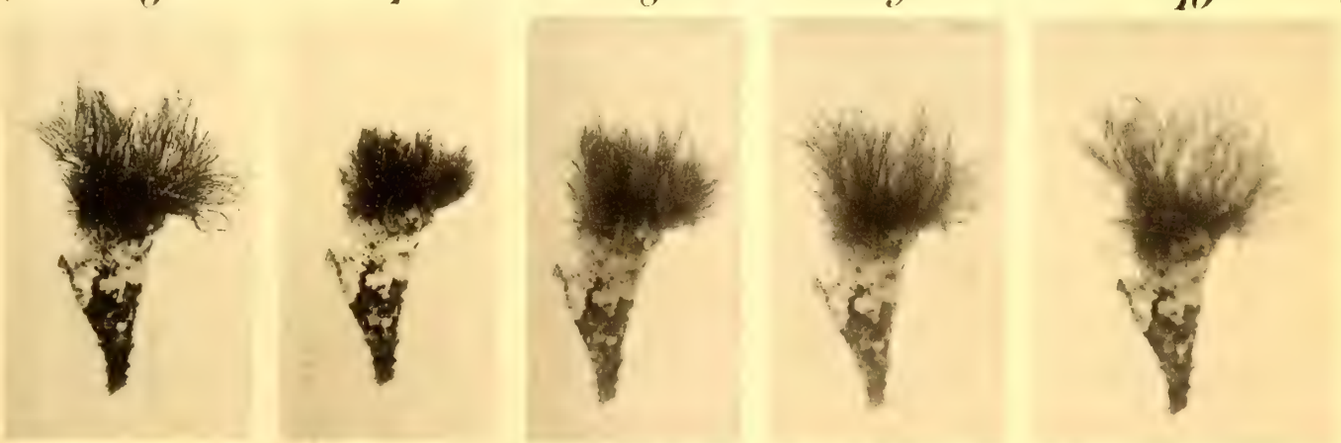
*3*

*4*

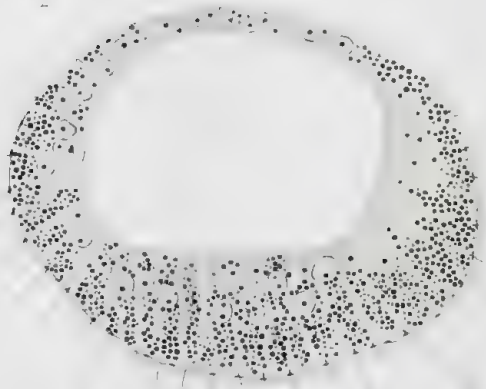
*2*

*5*

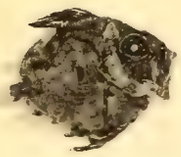
*6* *7* *8* *9* *10*



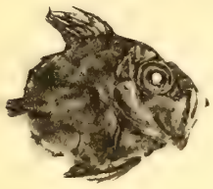
*Verlag von R. Friedländer u. Sohn, Berlin.* *Werner u. Winter, Frankfurt a. M.*



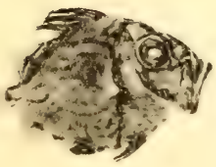
1



2



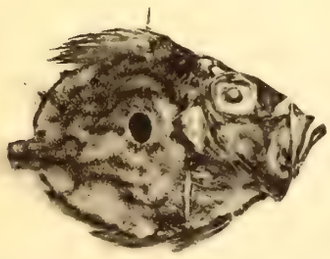
3



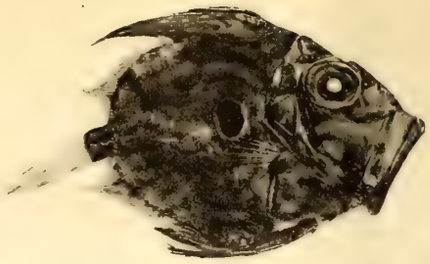
4

5

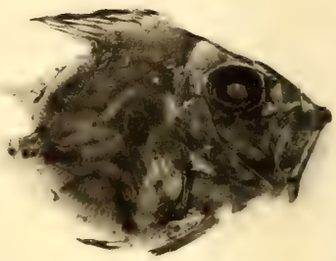
6



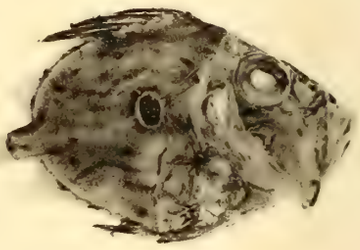
7



8



9



10

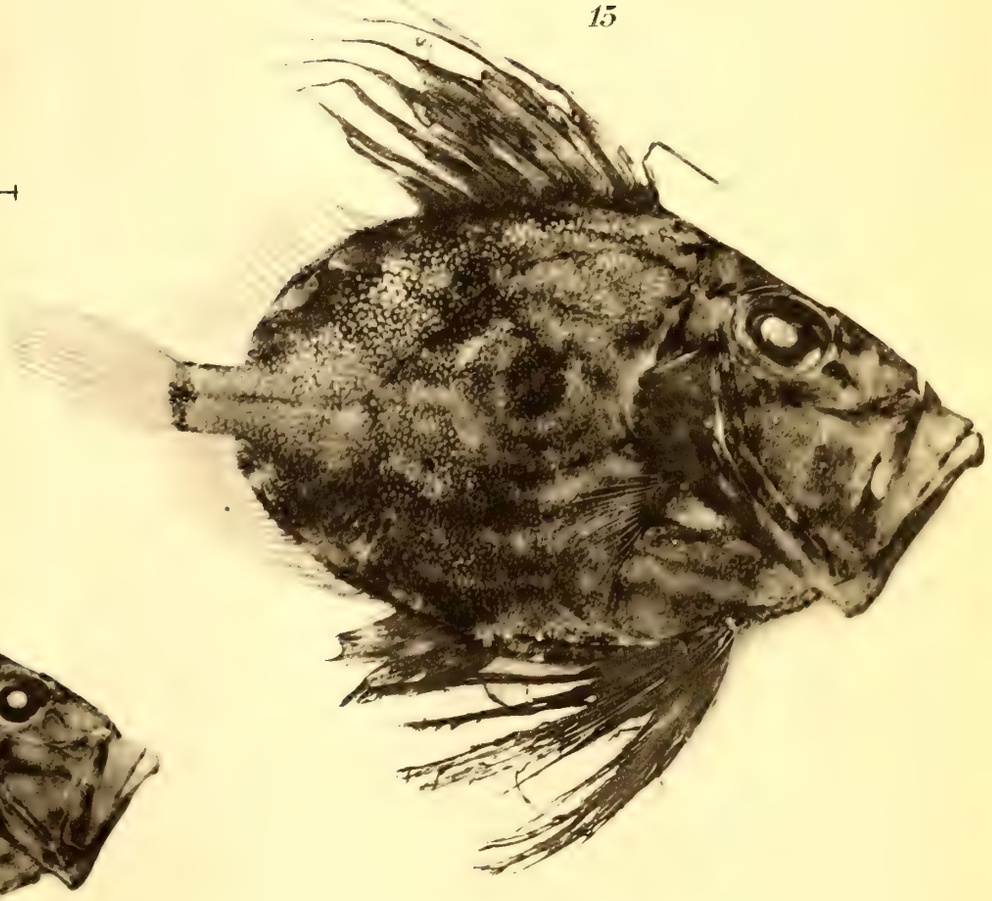
Verlag von R. Frieä

11

14

12

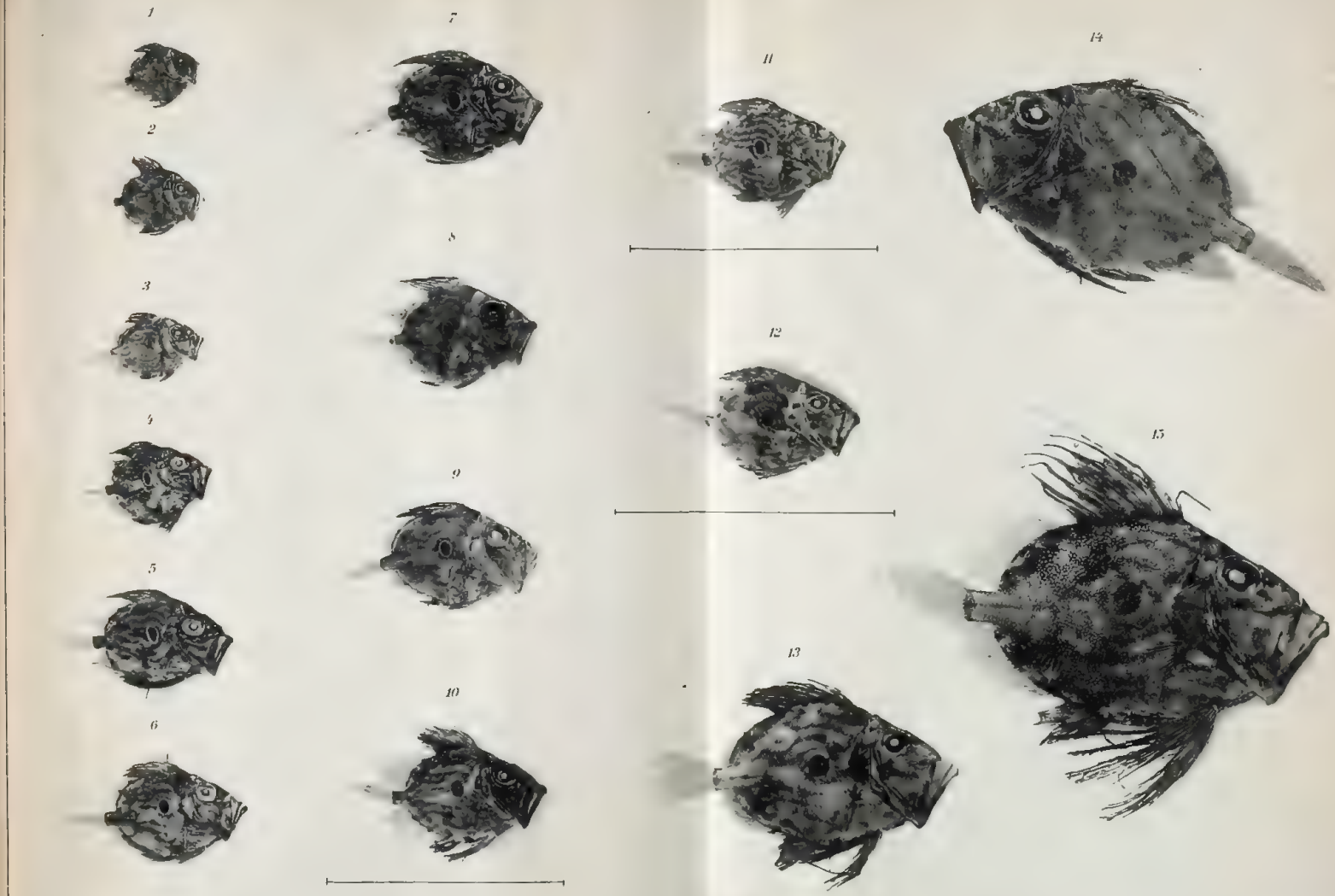
15



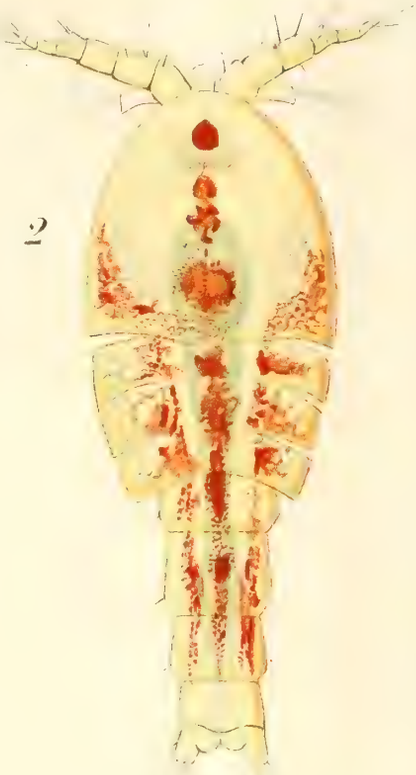
13

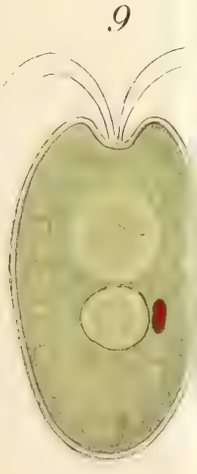
er u. Sohn, Berlin.

Werner u. Winter, Frankfurt a/M.




Verlag von P. Parey in Berlin.

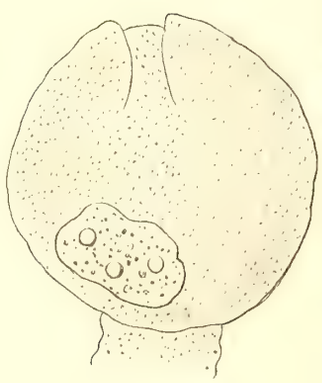




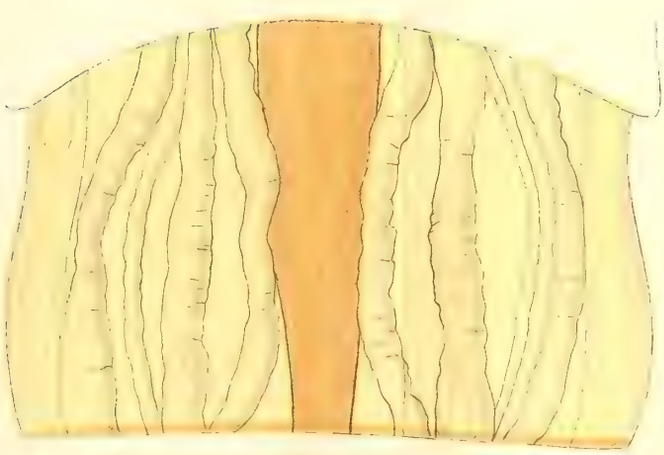
Issel del.

5

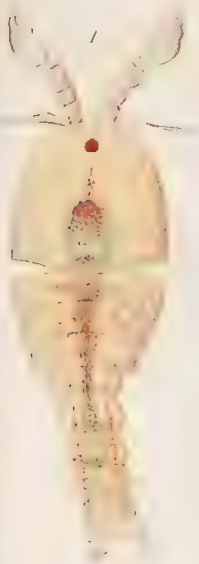
11



4



Friedländer u. Sohn Berlin.


1

2

3

5

6

11

10

7

8

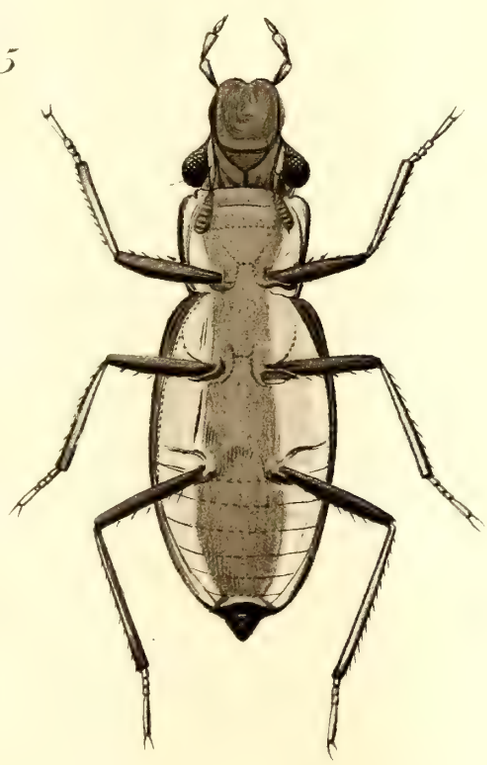
9

4

13

12

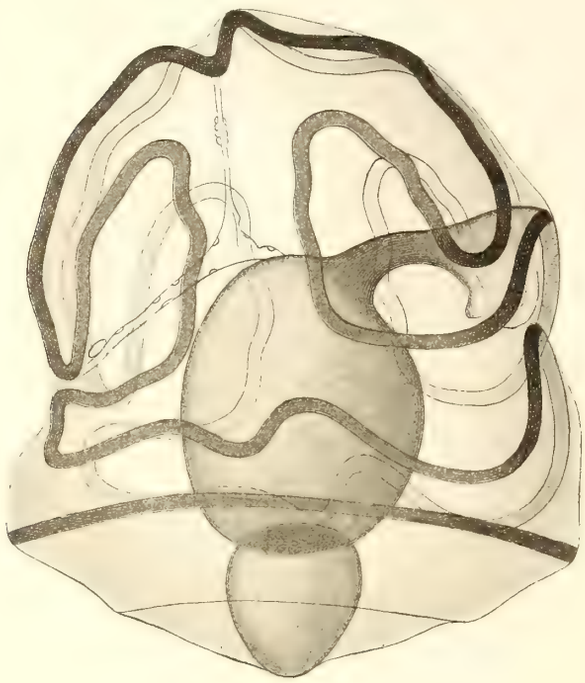
15



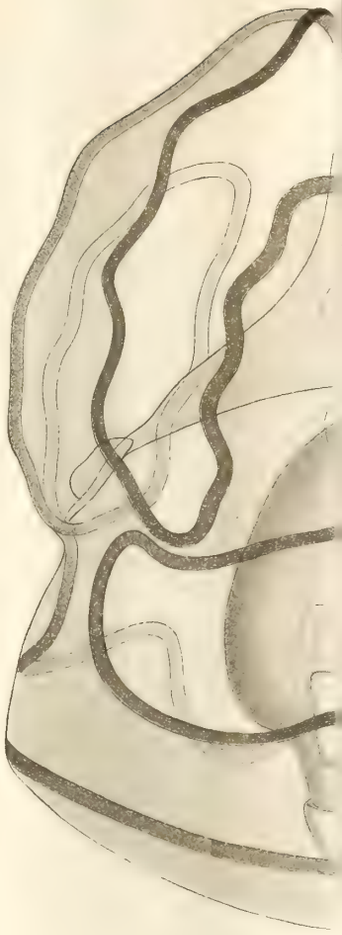
14

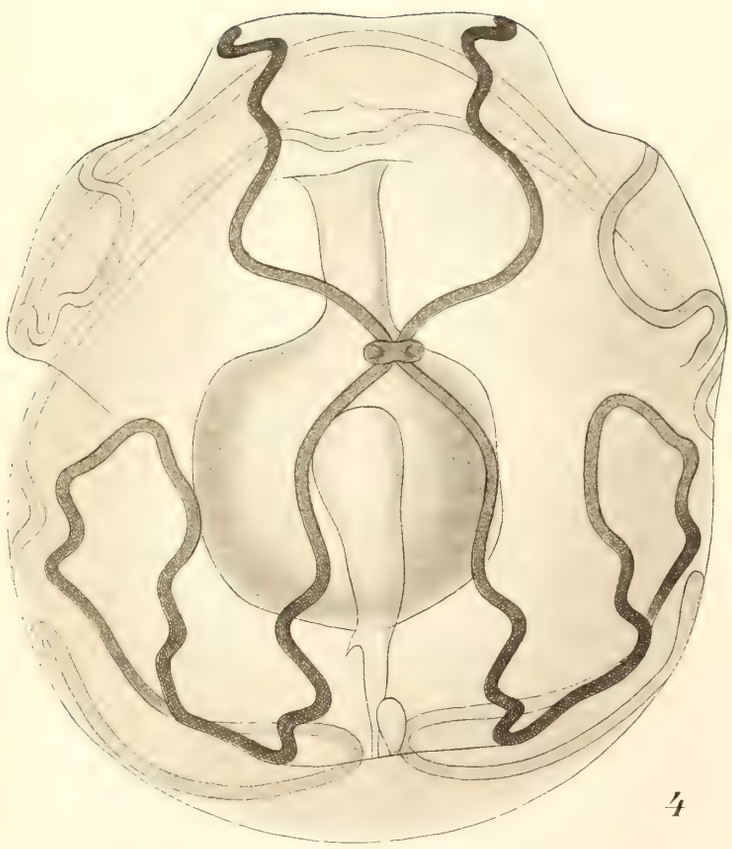
[illegible] 12-14; Baliani Fig. 15 del.

Verlag von R. Friedländer u. Sohn Be.

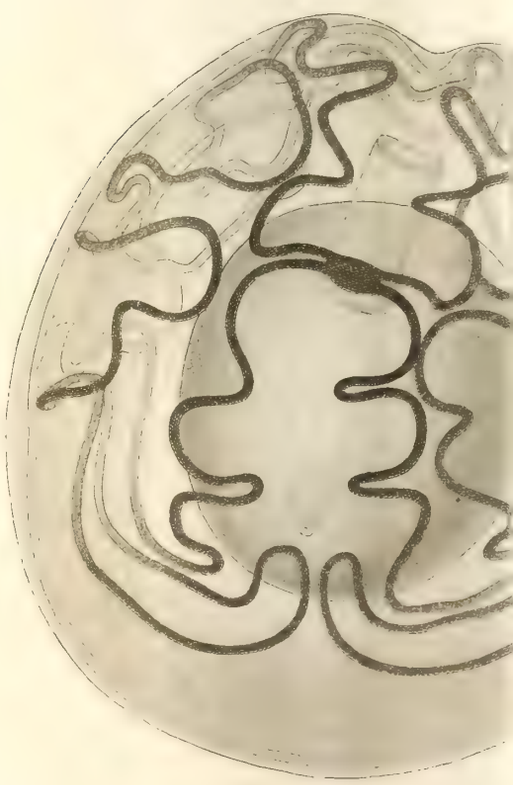


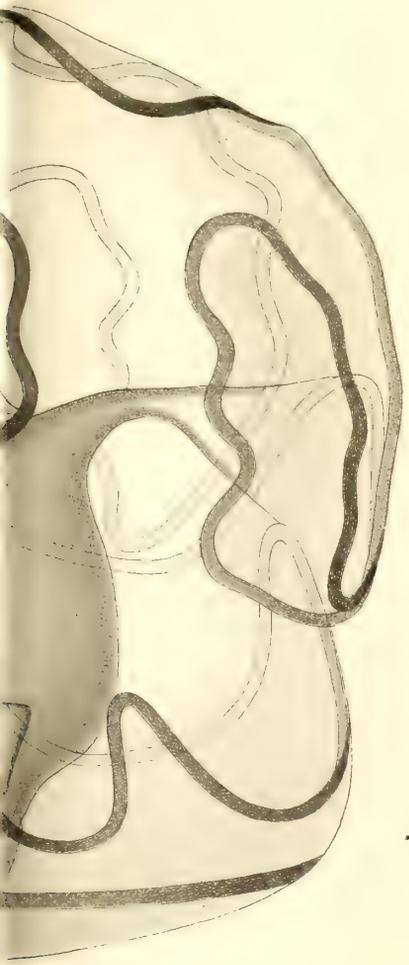
1





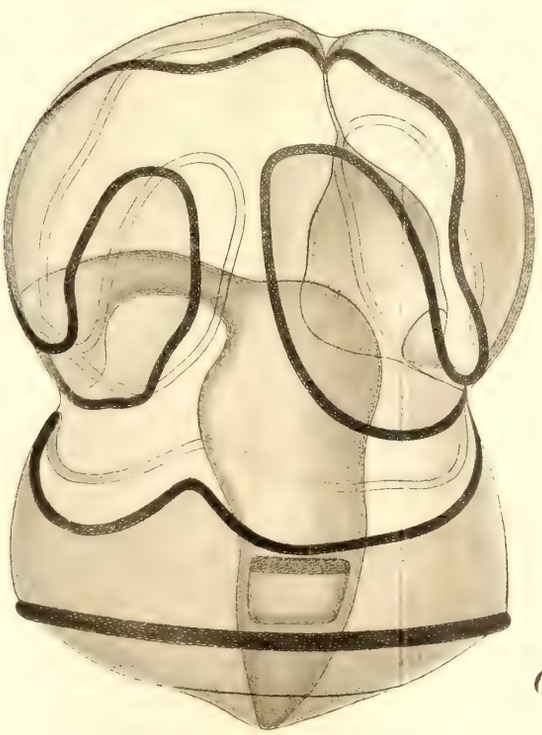
4



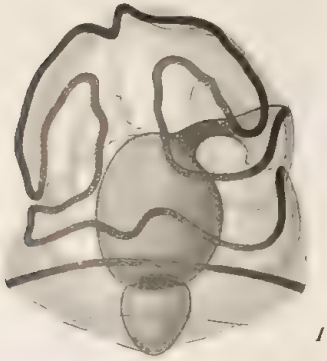


2

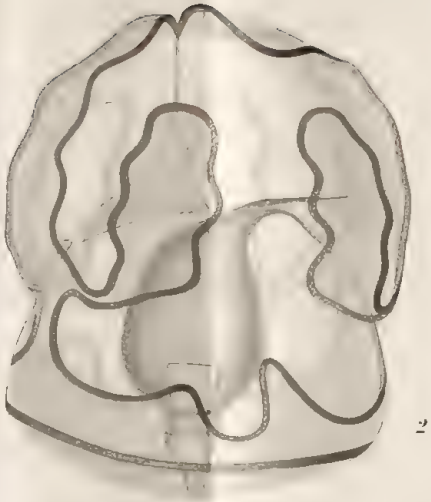
5



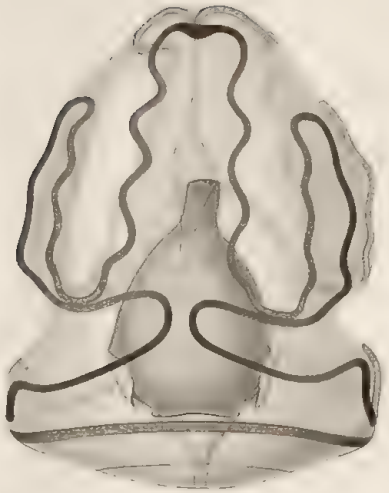
6



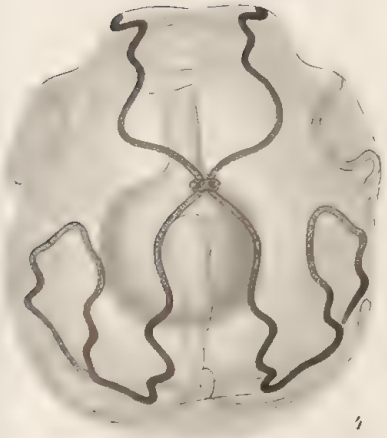
1



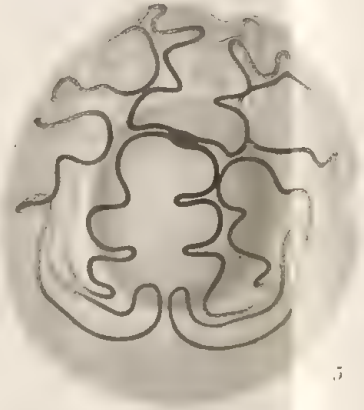
2



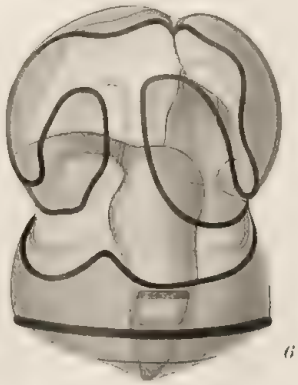
3



4

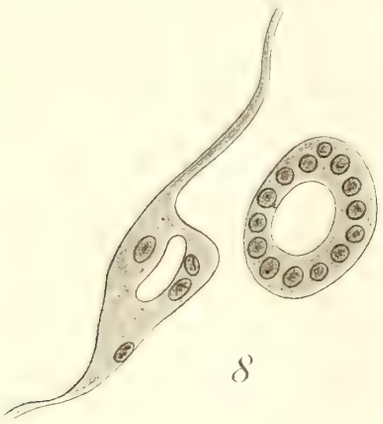


5



6

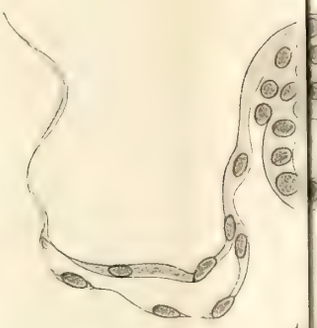
7

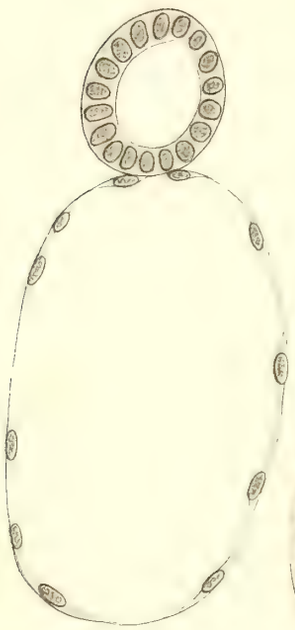


8

9a

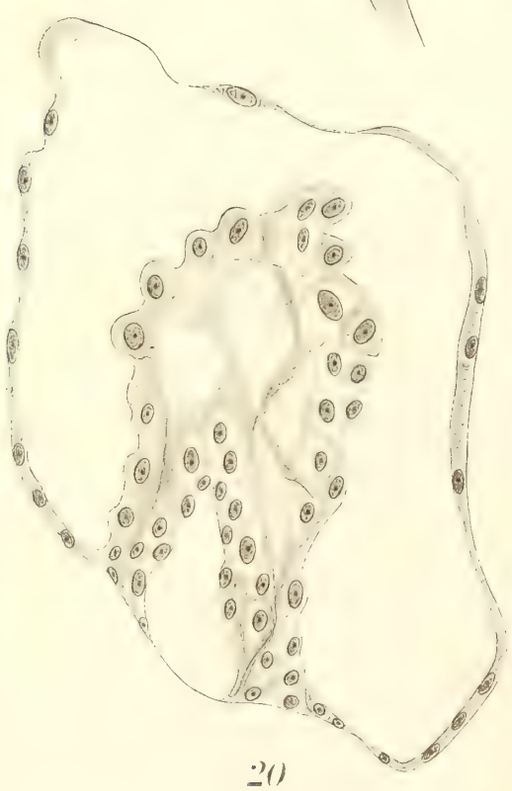
9b





14

16

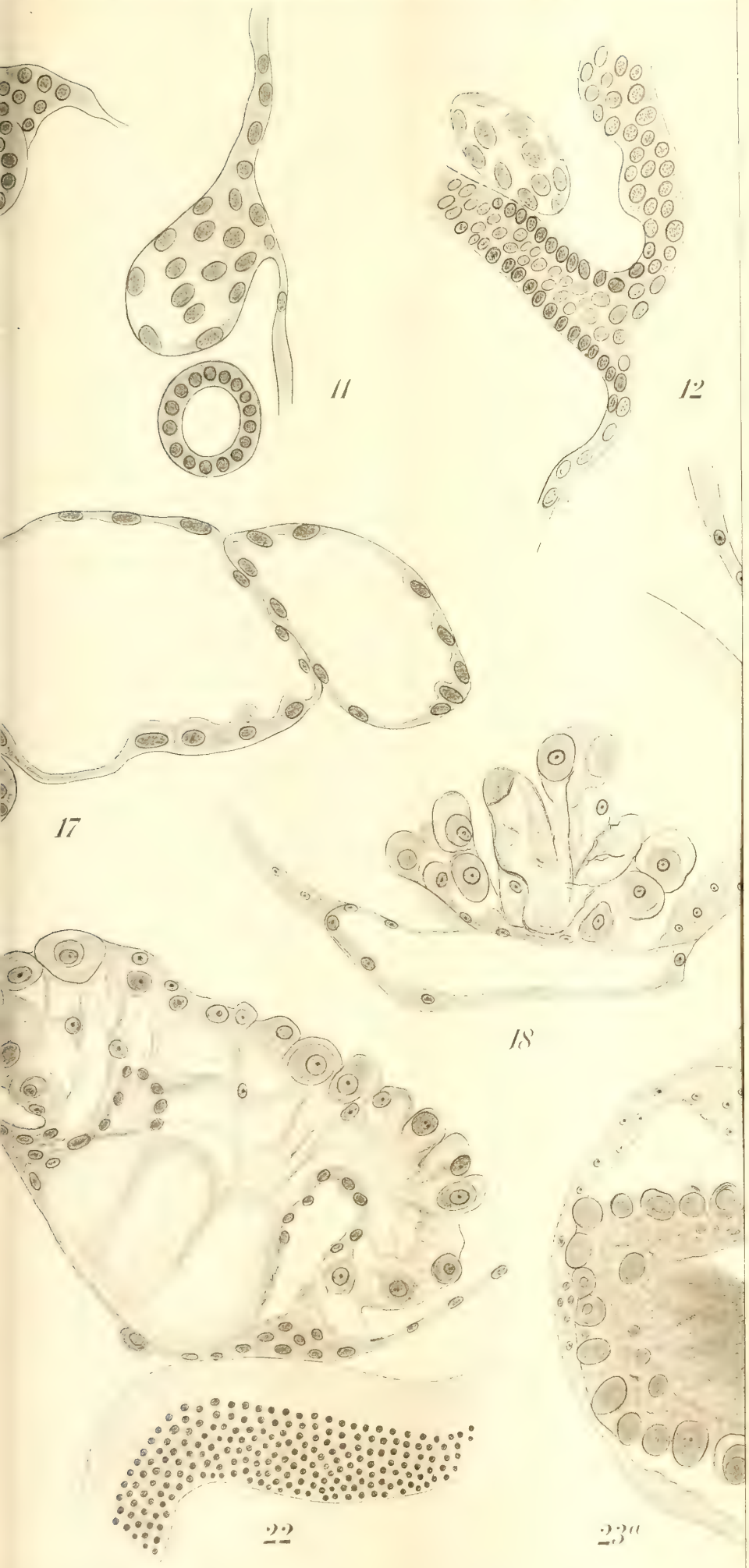


20



15

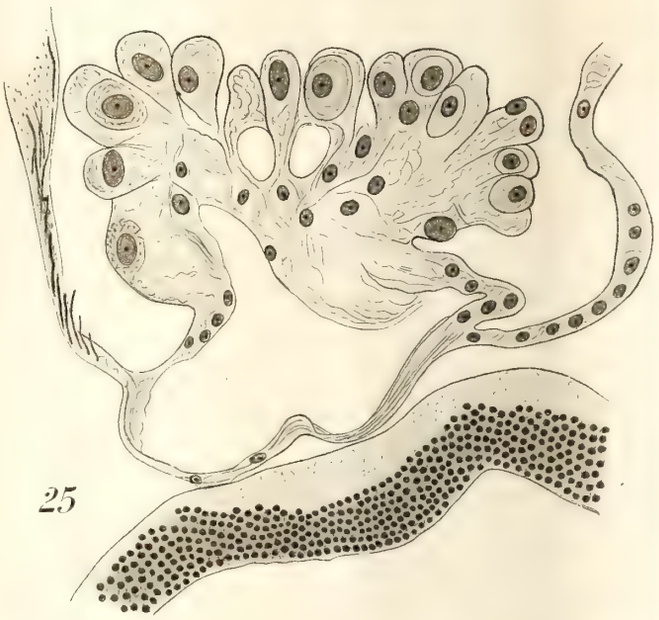
21



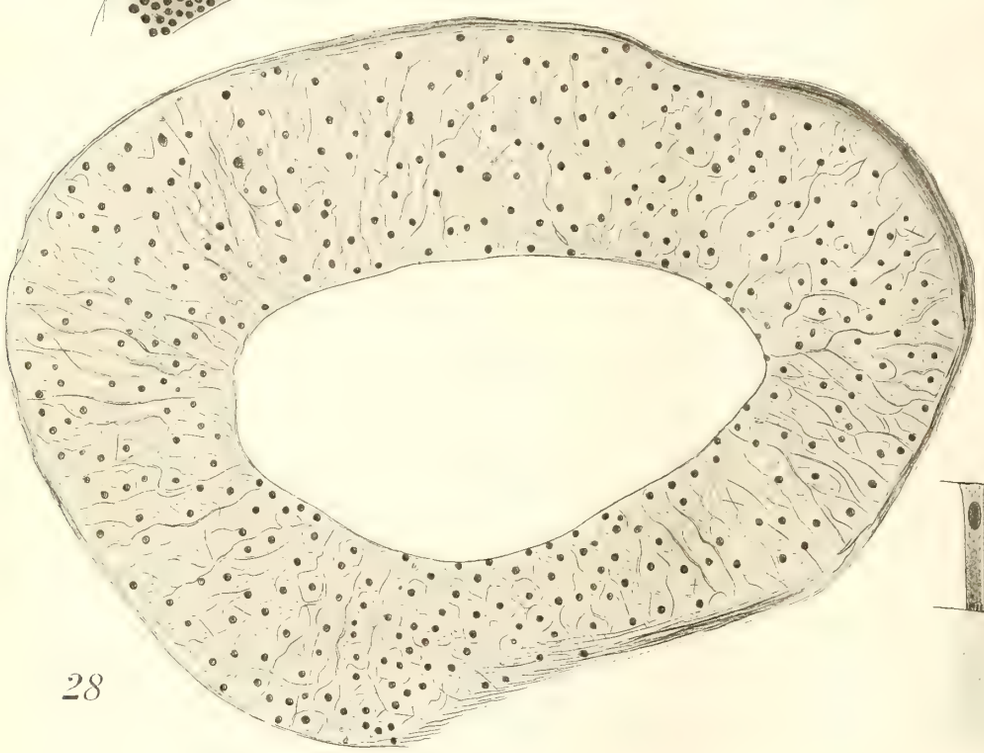

on R. Friedlin

8
9a
9b
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23a
23b

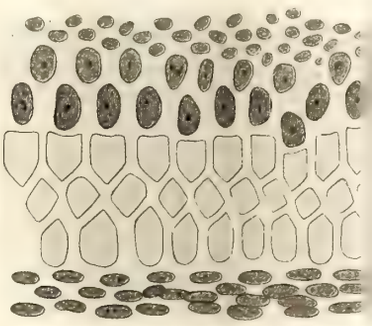
24



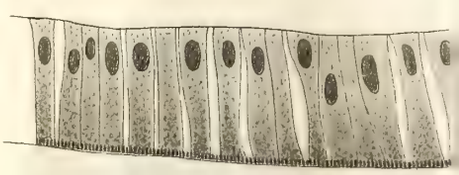
25

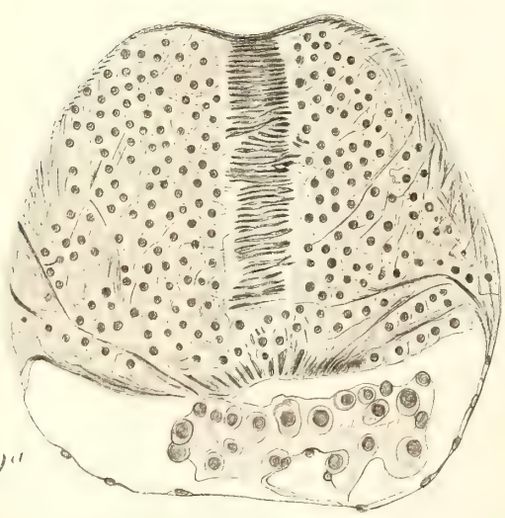


28

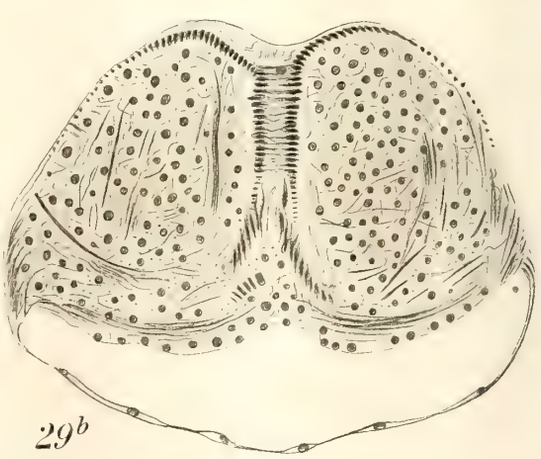


30



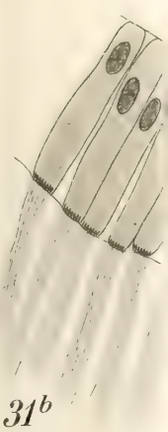


29a



29b

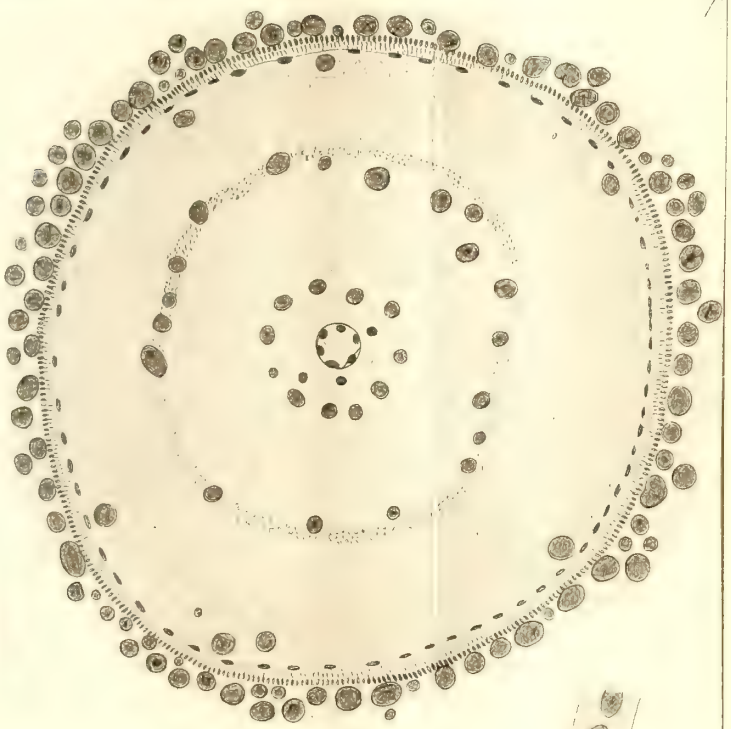
31a

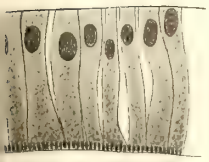


31b

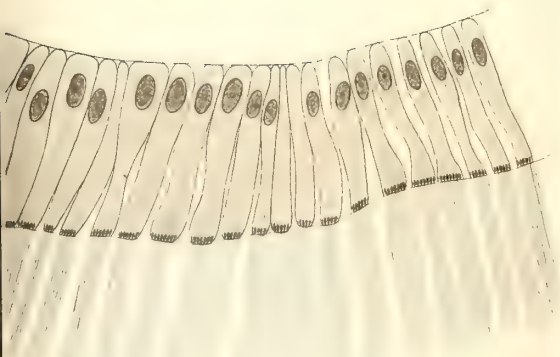
26

27





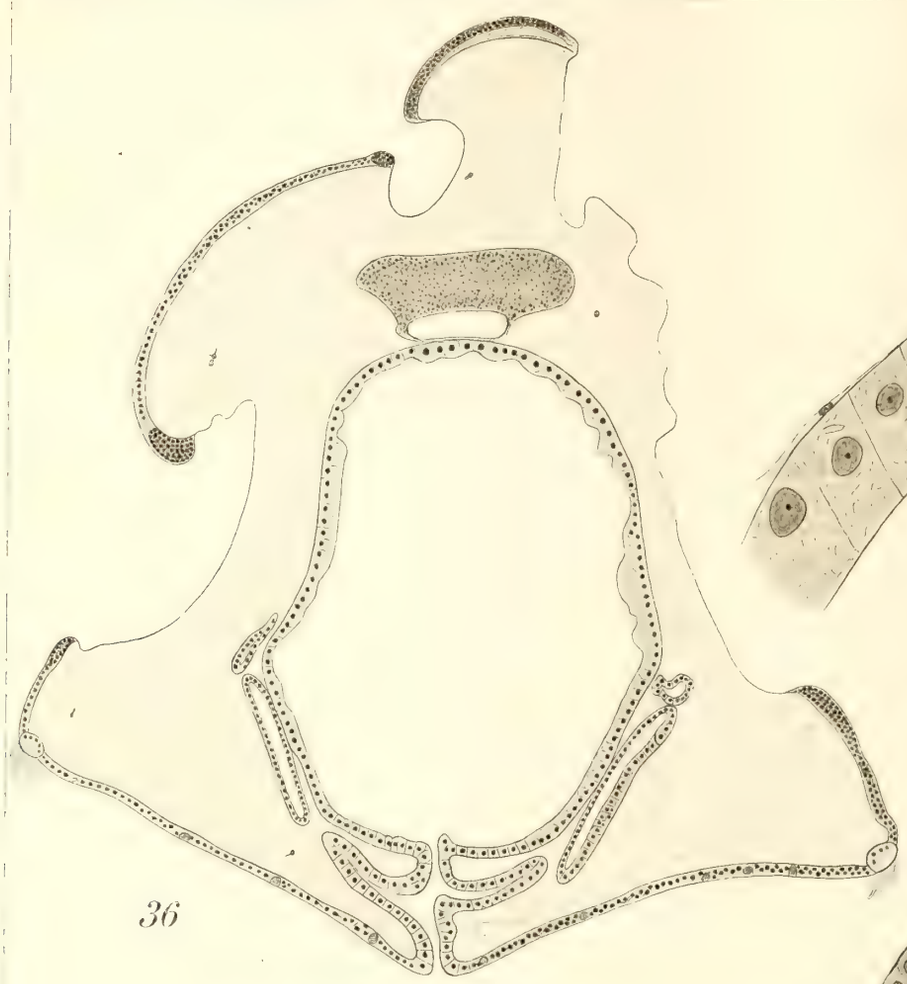
33



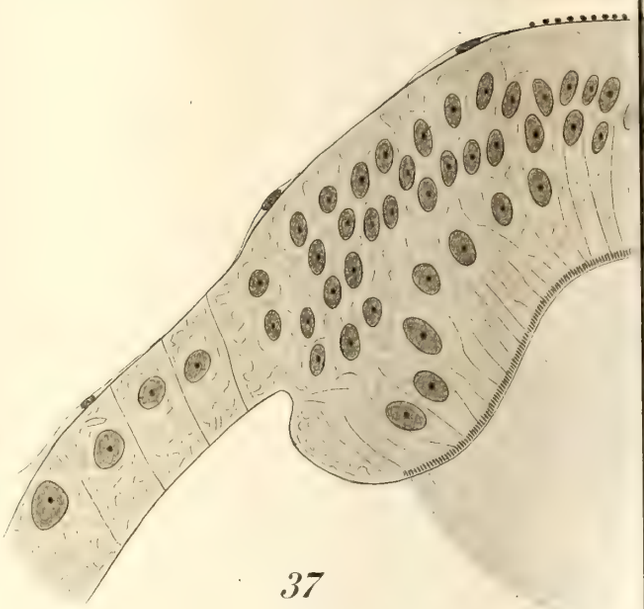
32

Friedländer & Sohn, Berlin

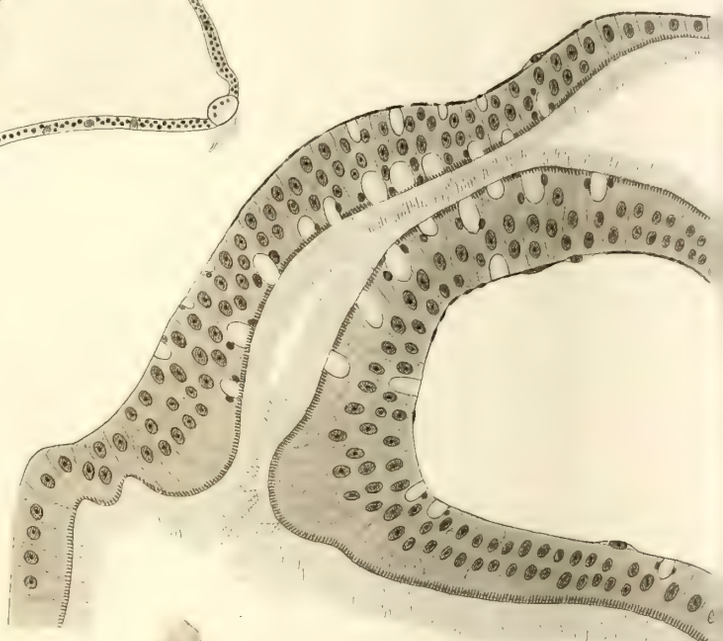
24
25
26
27
28
30
31a
33
34
29a
29b
31b
32
35



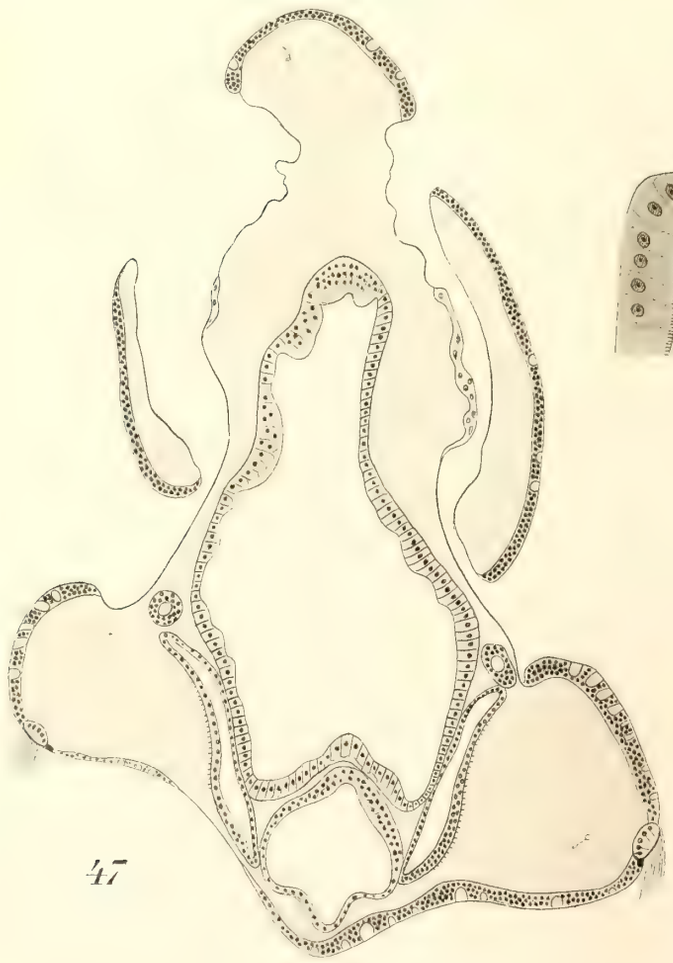
36



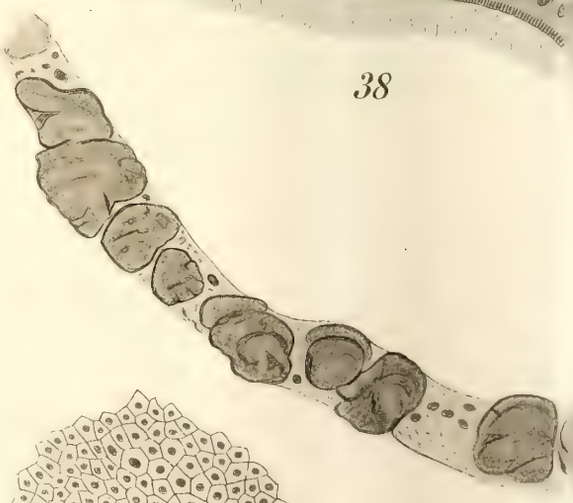
37

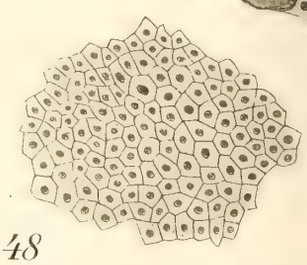


38

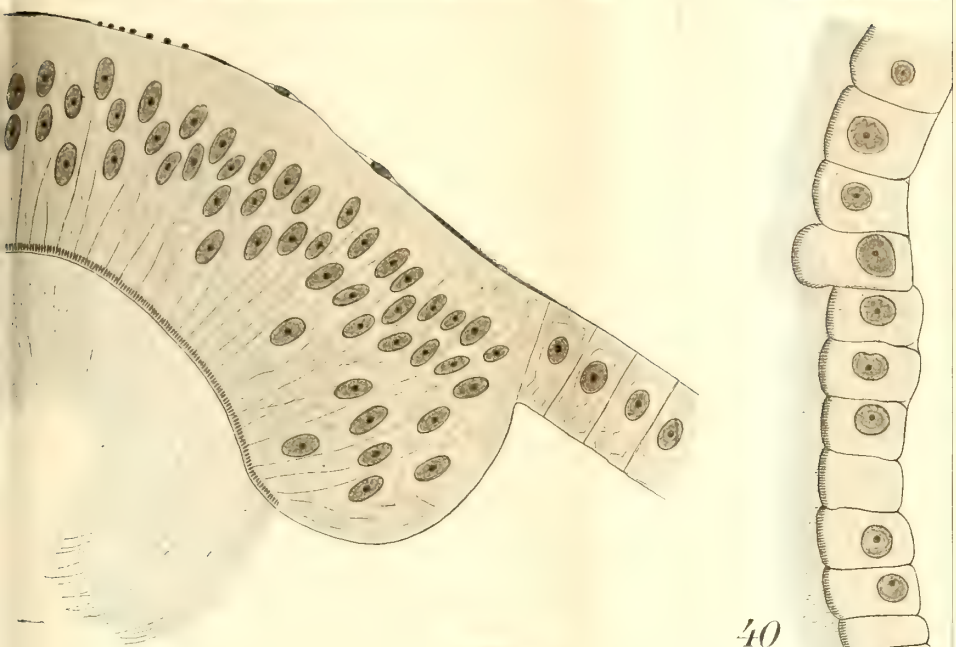


47



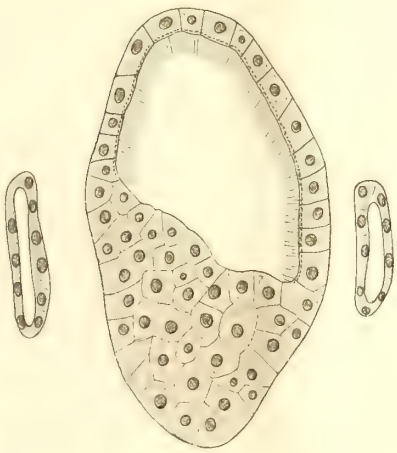


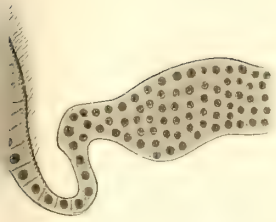
48



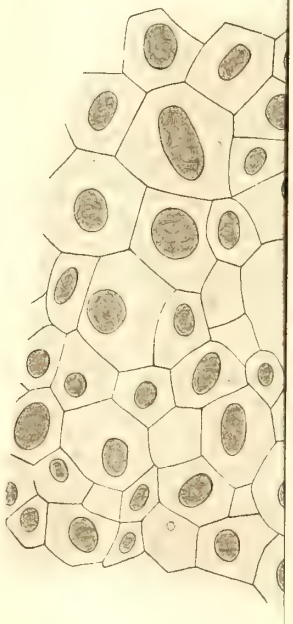


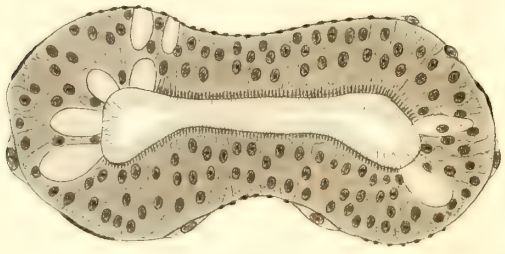
40



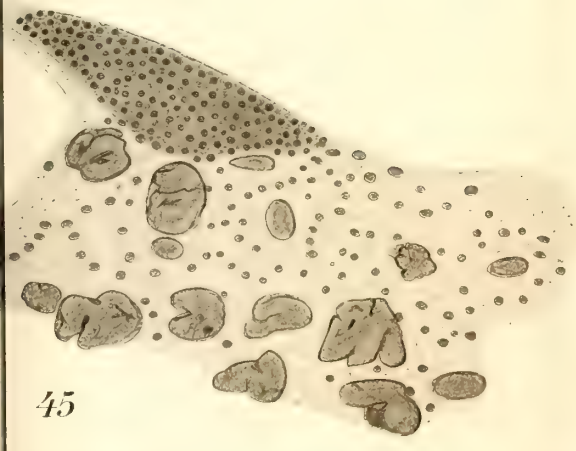


46

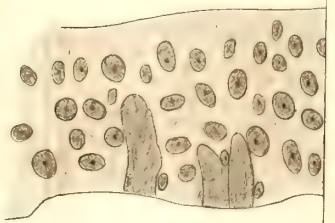




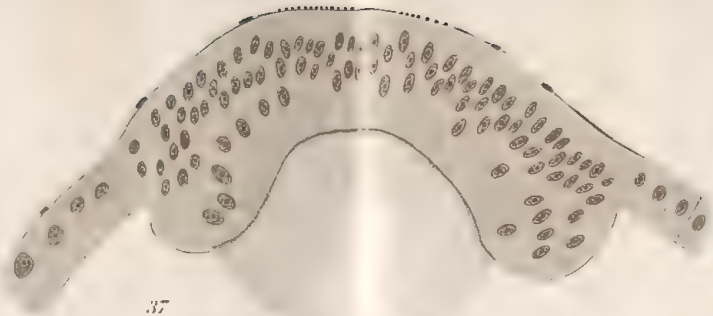
39



45



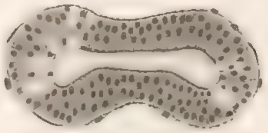
36



37

38

46

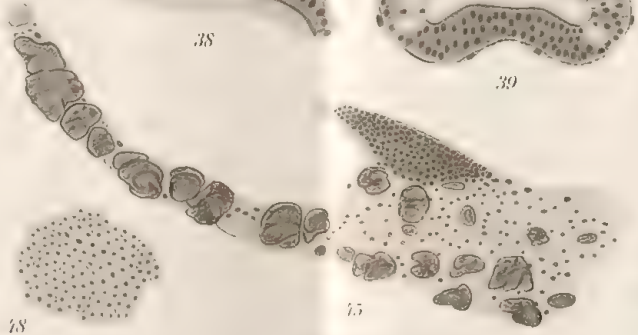


39

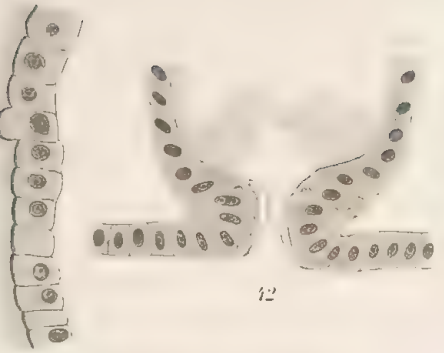
47



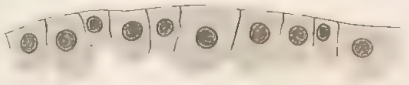
48



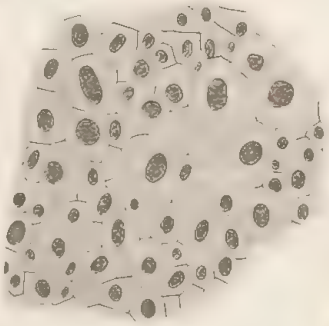
45



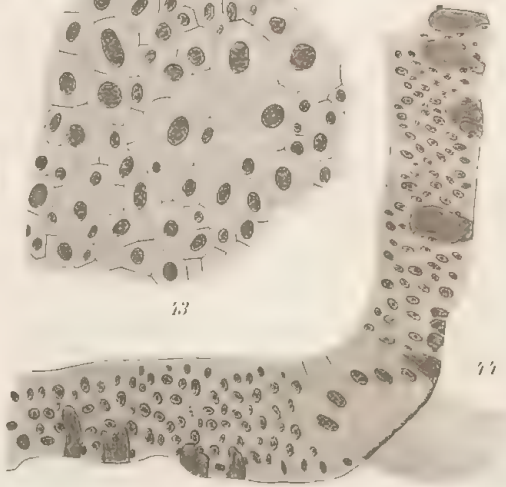
40 42



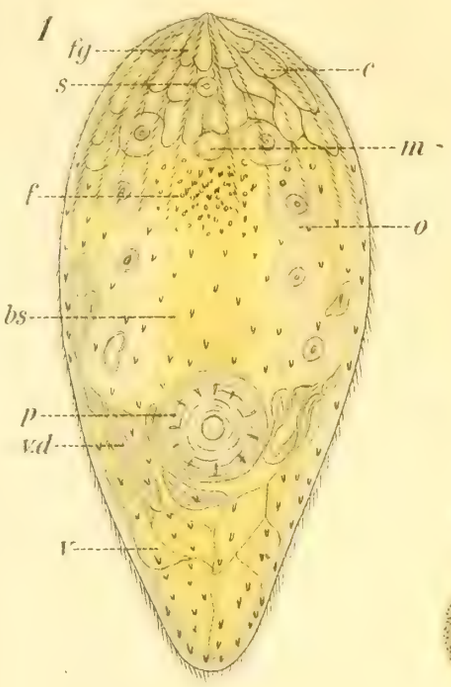
41



43

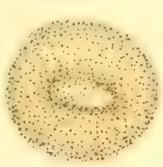


44


1
fg
s
c
m
f
o
bs
p
vd
r

2

3

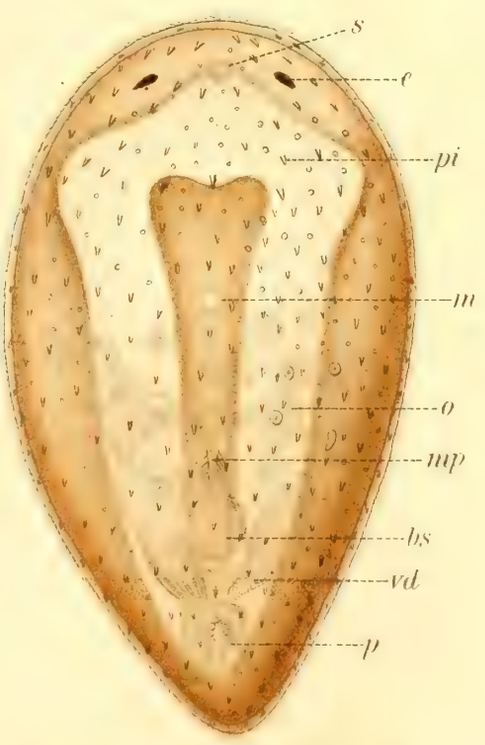

7

4

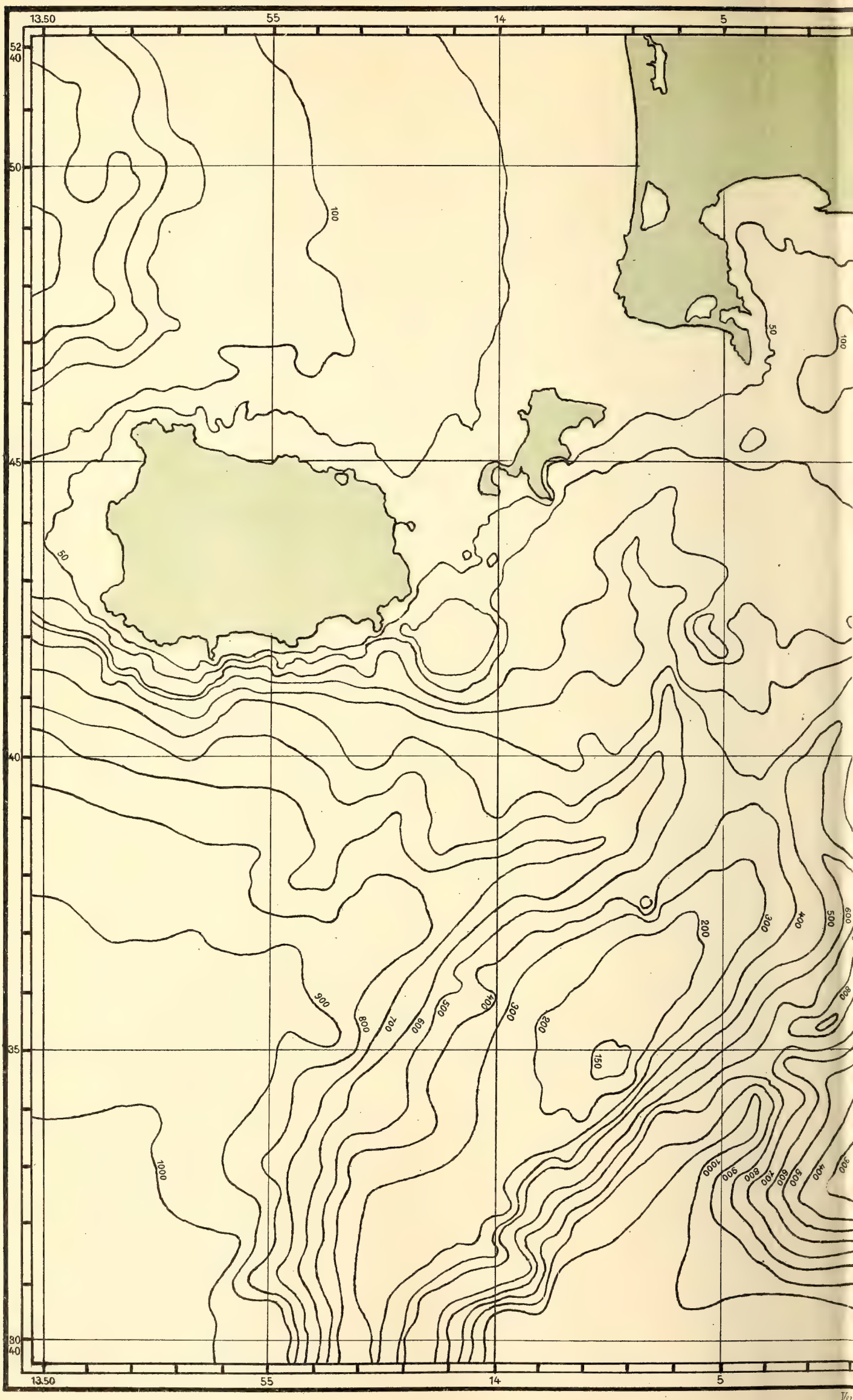
5

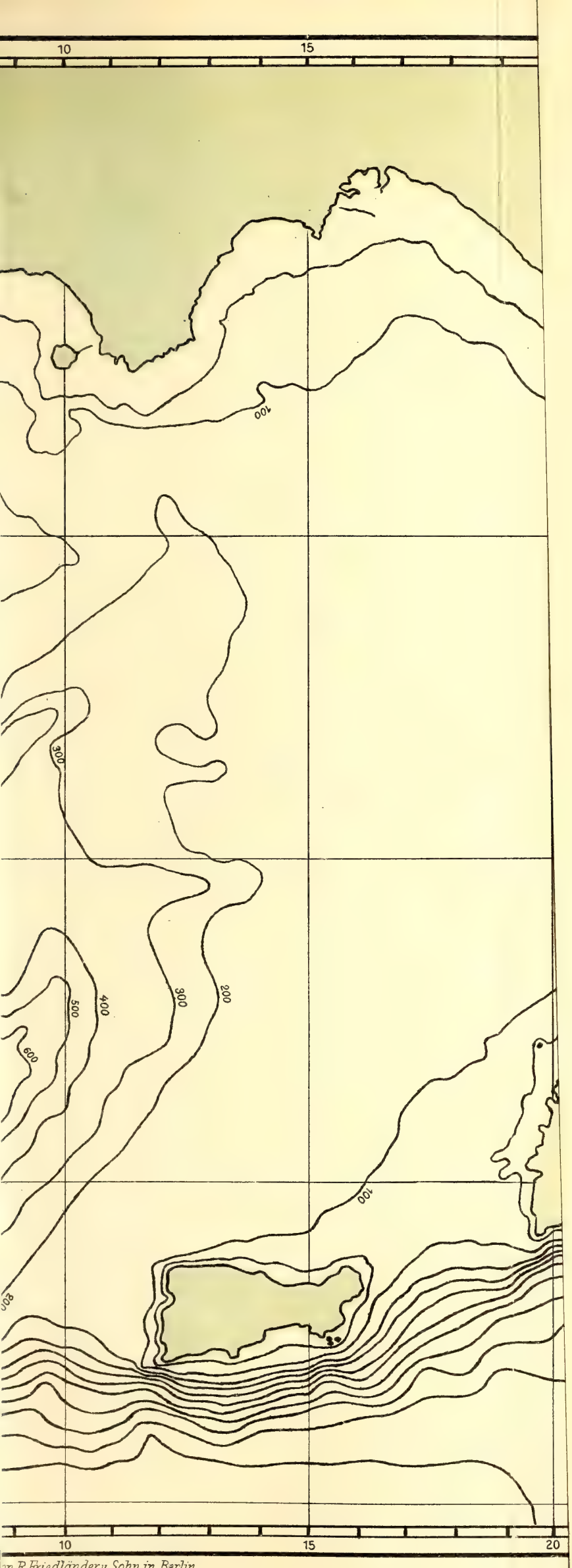
8

9

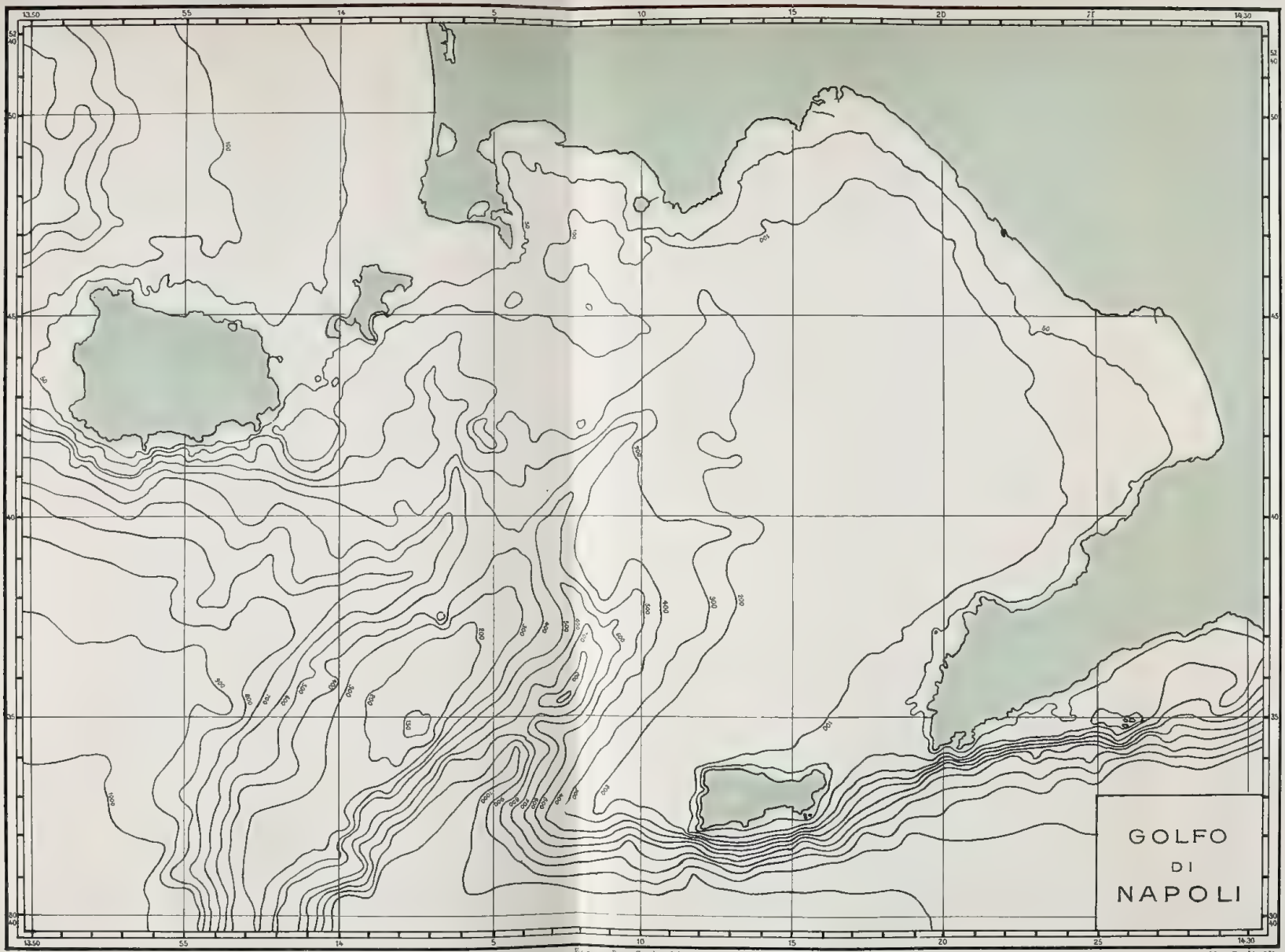

6
s
e
pi
m
o
mp
bs
vd
p

10
s
e
fg
o
fd
m
mp
bs
vd
p
c

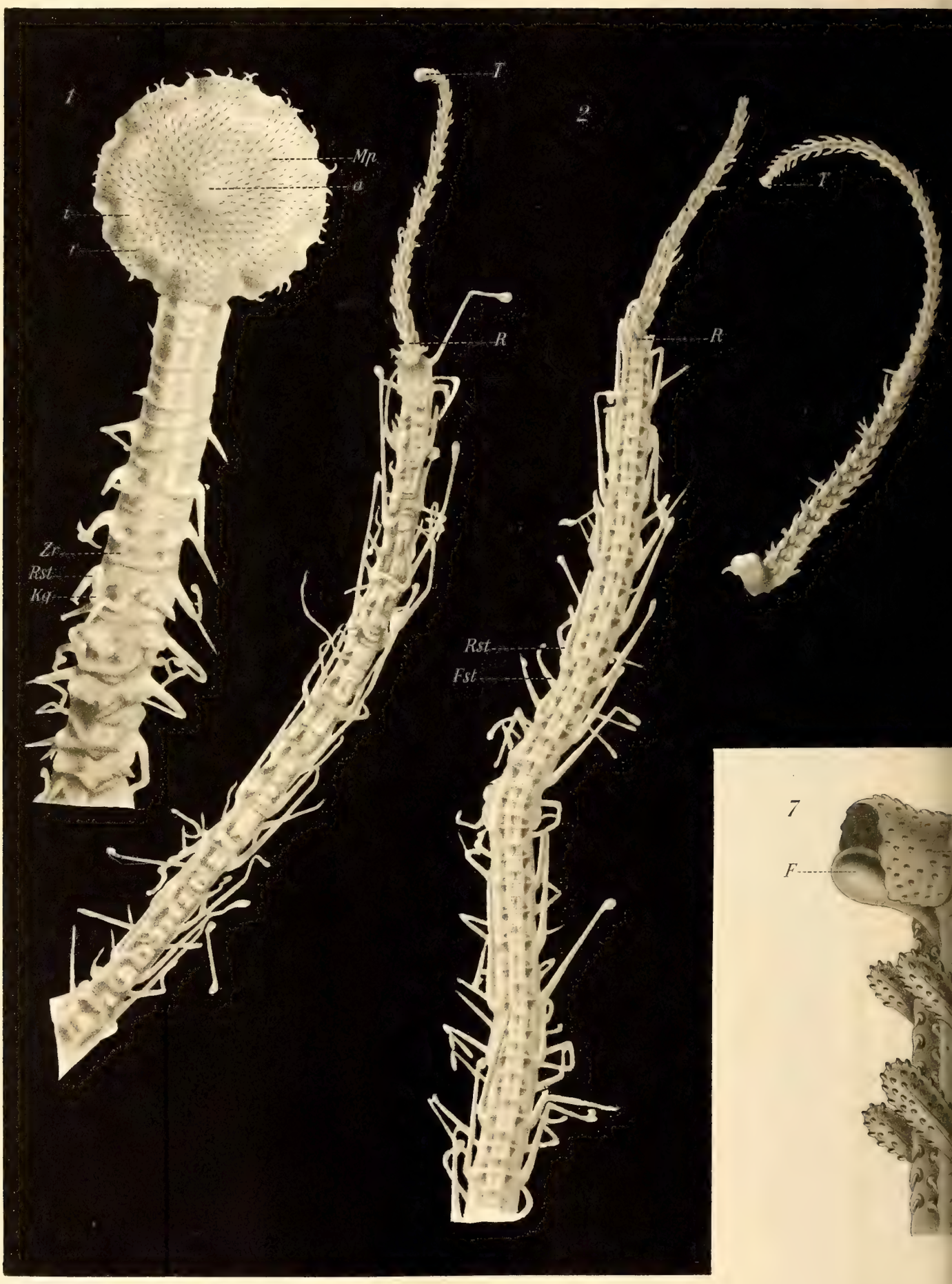

13.50
55
14
5
52
40
50
45
40
35
30
40
100
50
100
50
200
300
400
500
600
800
900
1000
150
200
300
400
500
600
700
800
900
1000
800
900
400
500
600
700
800
900
1000

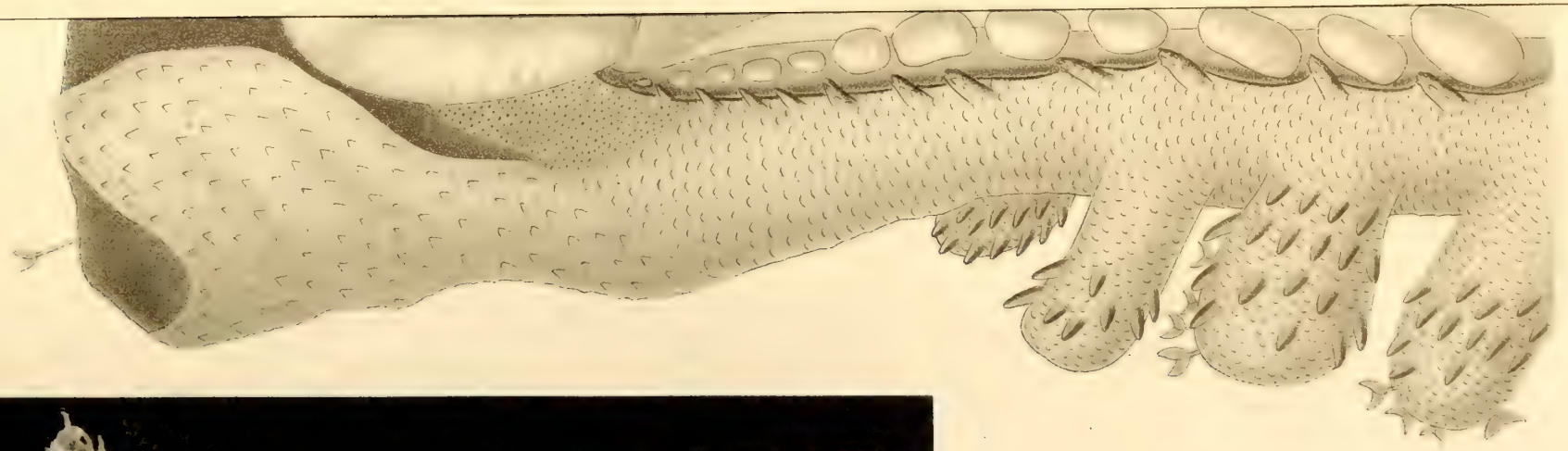


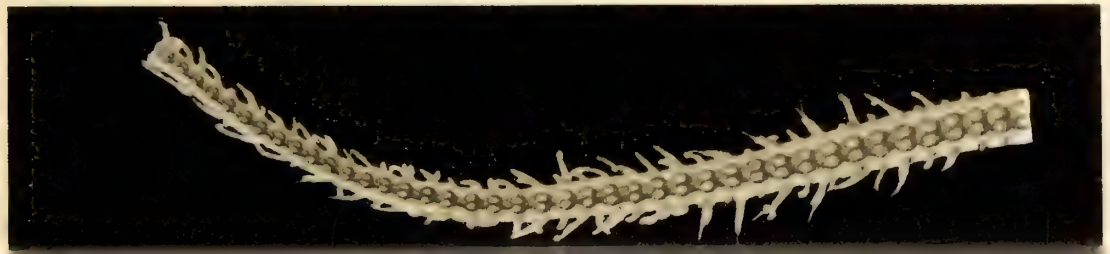

on R. Friedländer u. Sohn in Berlin.




Verlag v. R. Friedländer & Sohn in Berlin
Werner & Winter Frankfurt a/M.


1
T
Mp
a
t
f
R
Zr
Rst
Kg
2
T
R
Rst
Fst
7
F





T
Fix
Rst

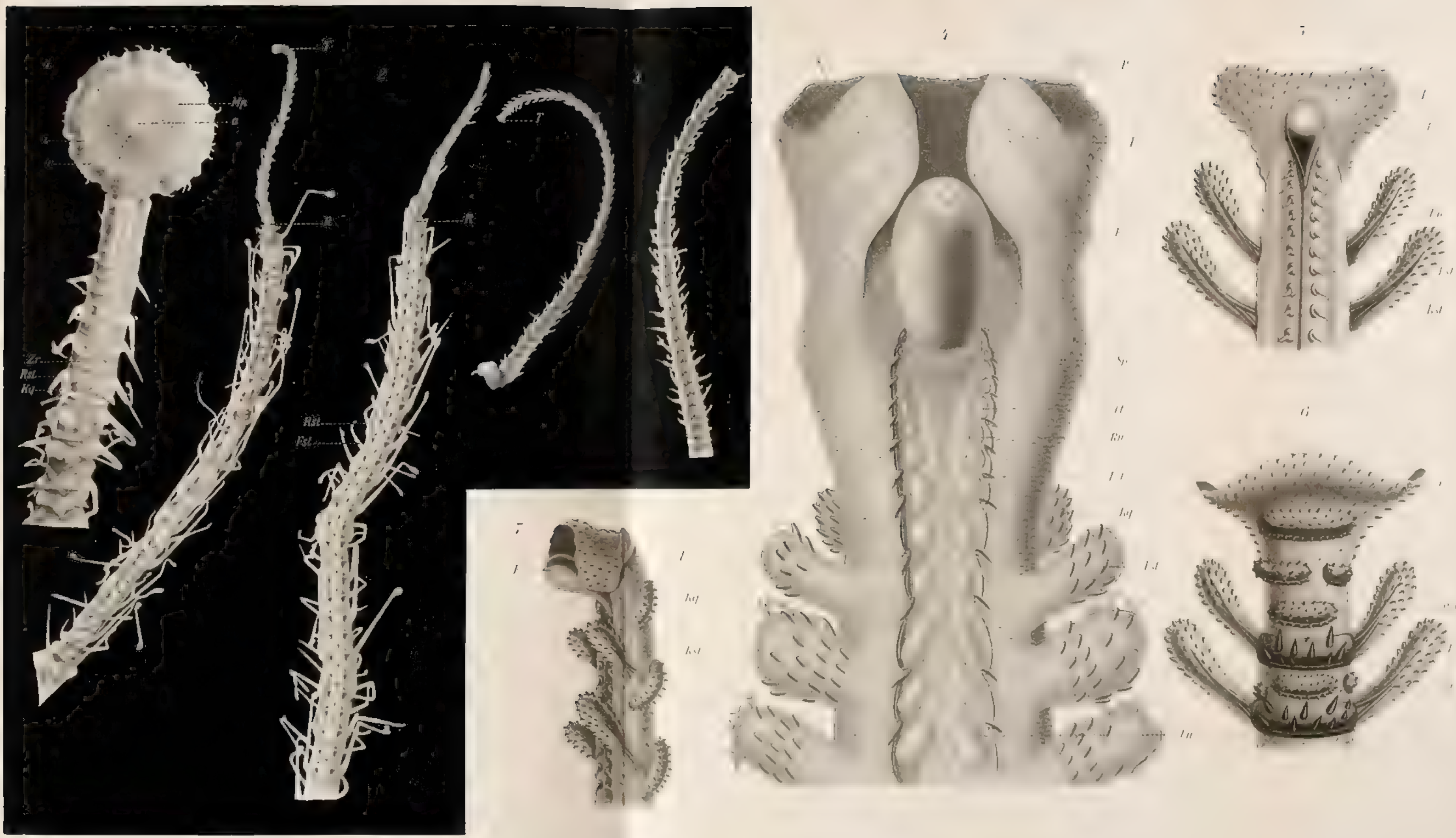

Mp
Zr
Rst
Kq
Rst
Fst

*Fig. 8*

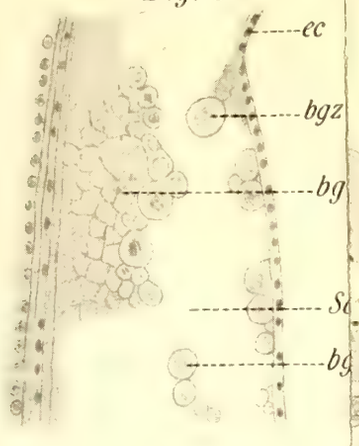



*Fig. 9*

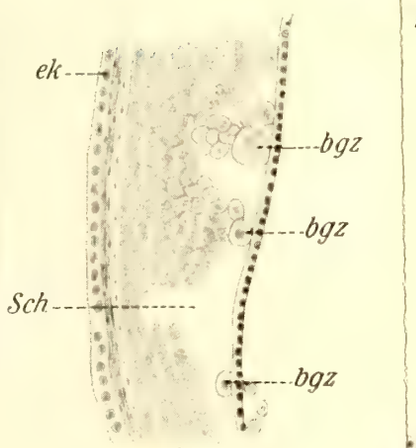



*Fig. 14*

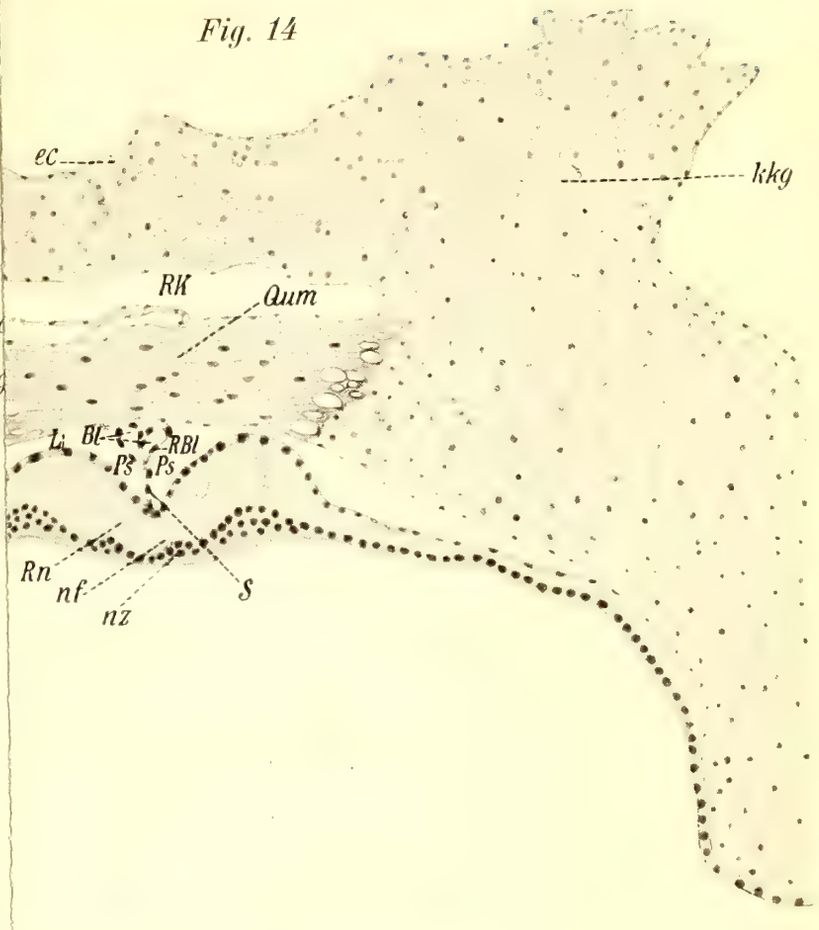



*Fig. 15*

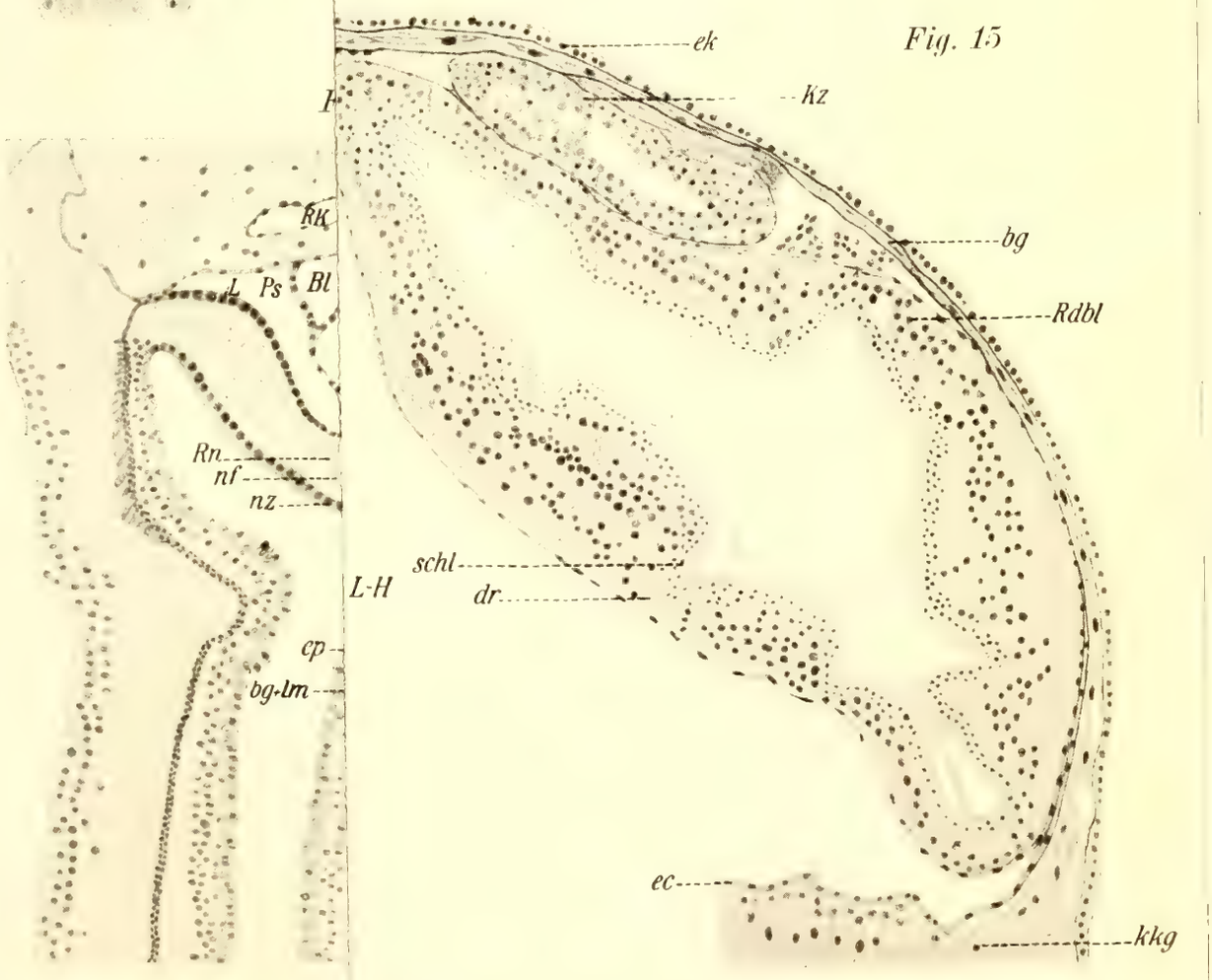


*Fig. 8*

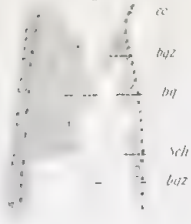



*Fig. 9*

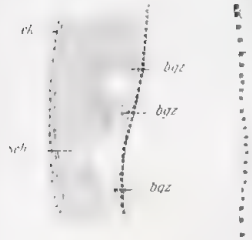



*Fig. 10*

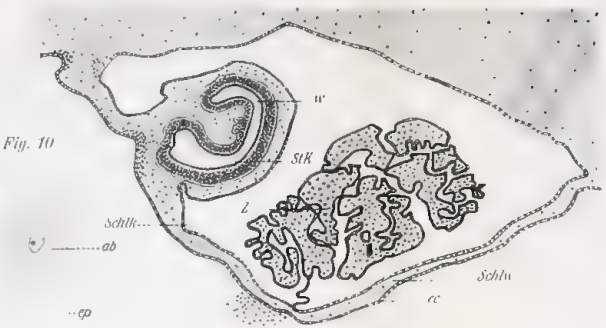



*Fig. 12*




*Fig. 14*

*Fig. 13*

*Fig. 11*

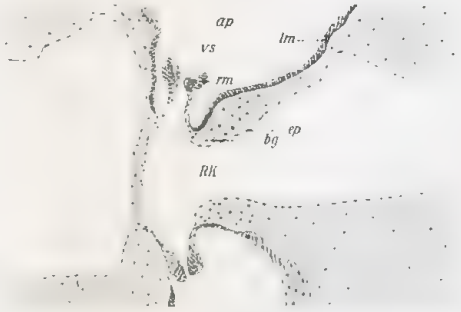



*Fig. 15*

K. A. Thust del

Werner u. Winter, Frankfurt a. M

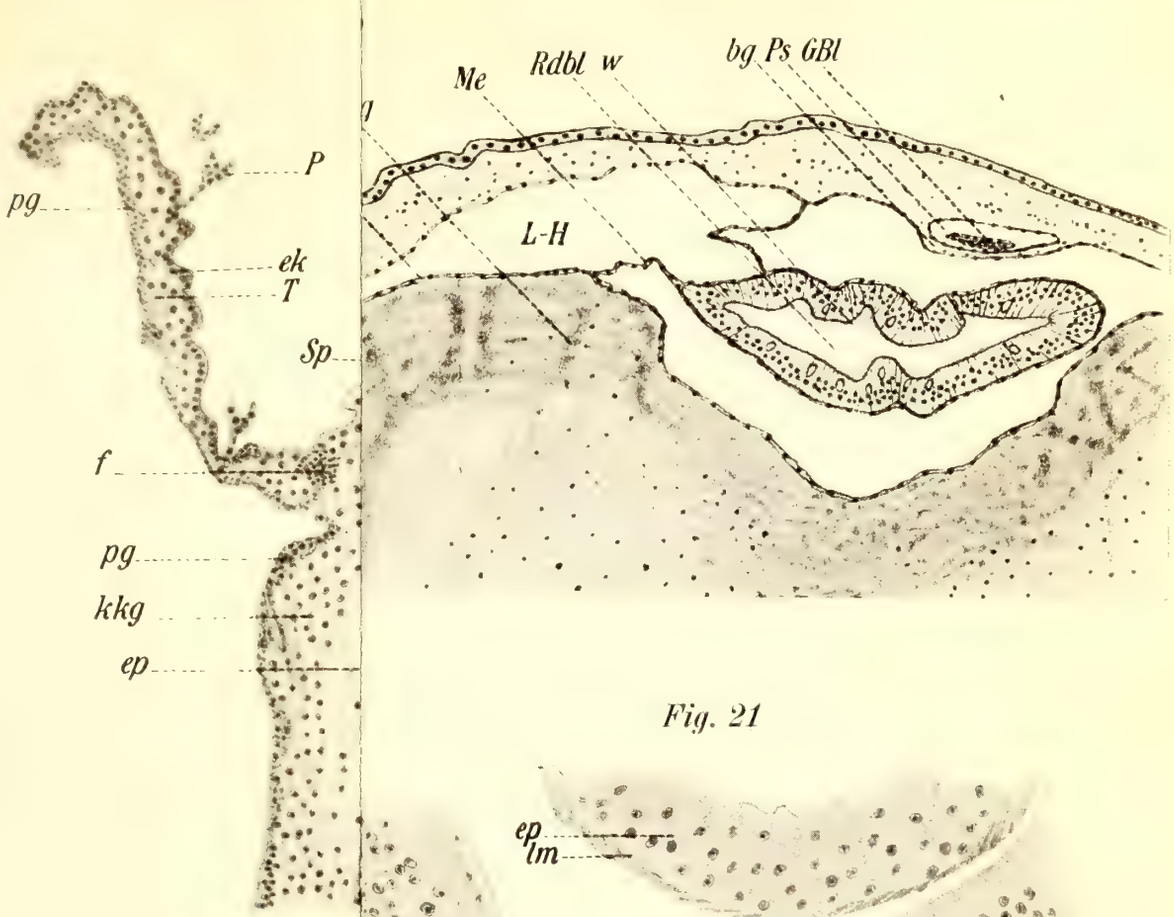

Me
Rdbl w
bg Ps GBl
L-H
P
pg
ek
T
Sp
f
pg
kkg
ep

*Fig. 21*

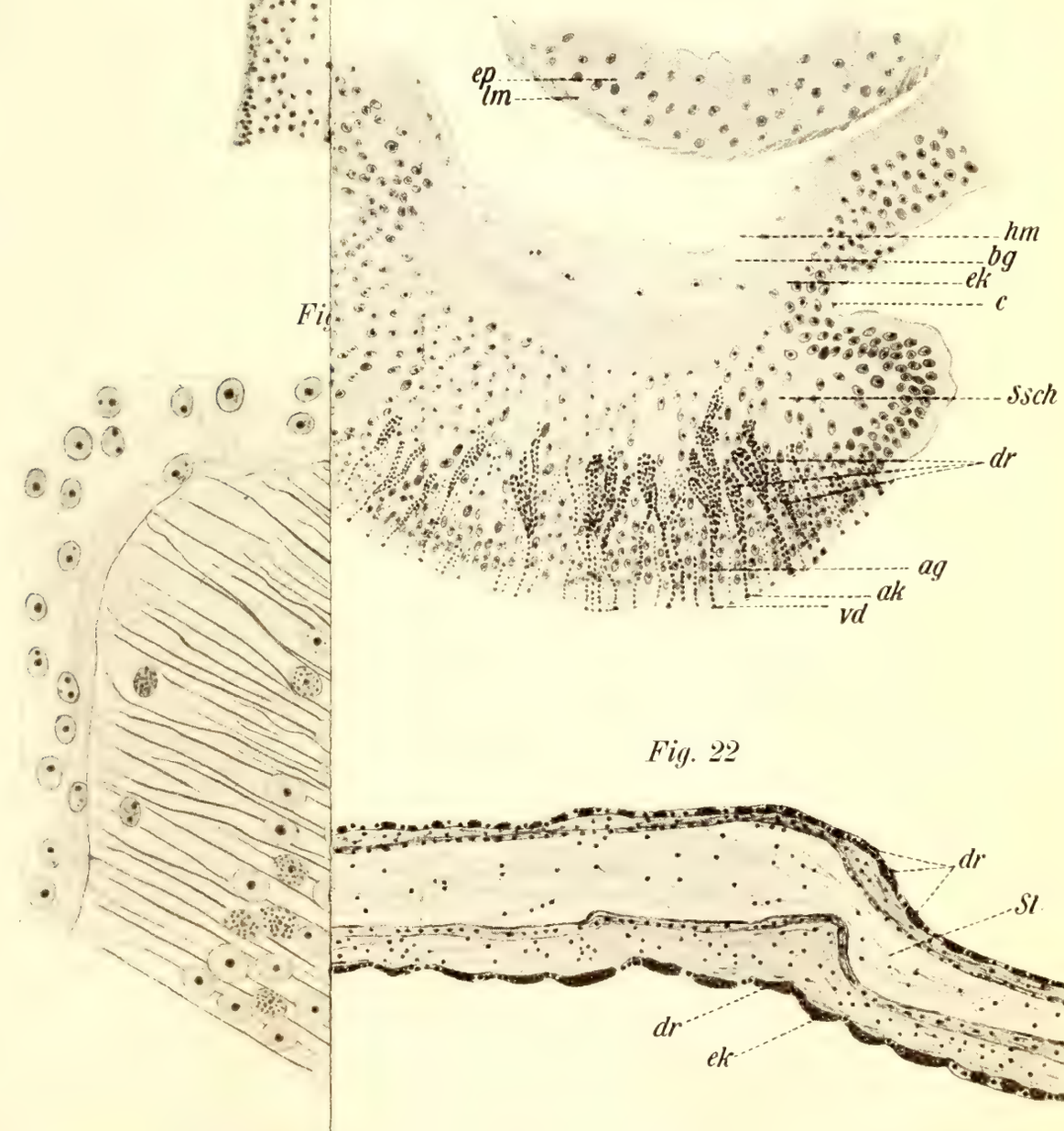

ep
lm
hm
bg
ek
c
Ssch
dr
ag
ak
vd

*Fig. 22*


dr
St
dr
ek

Fig. 16

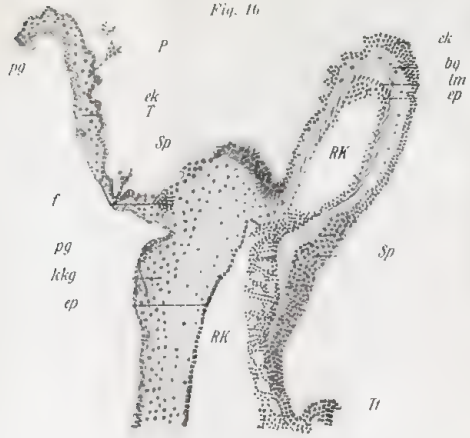



Fig. 17

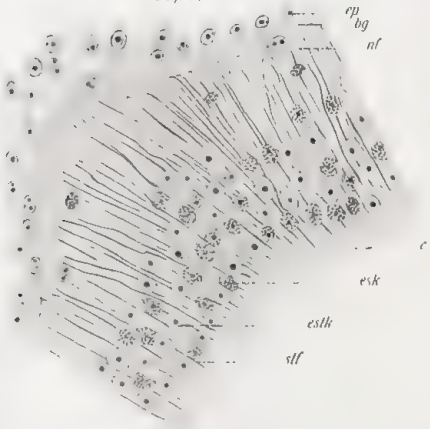



Fig. 18

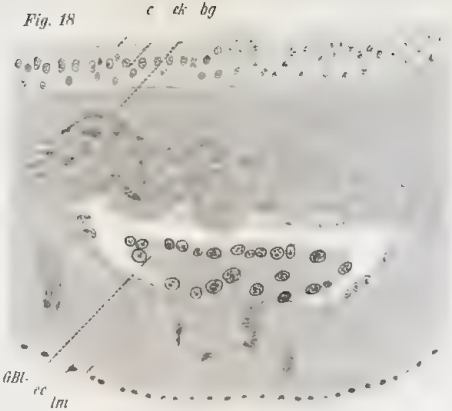



Fig. 19

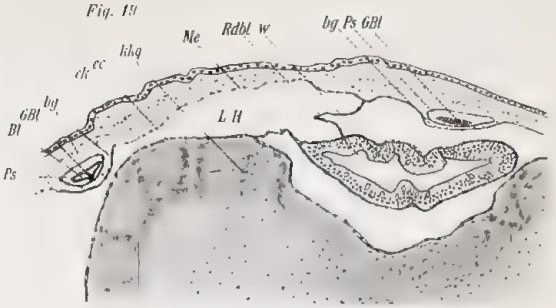



Fig. 20

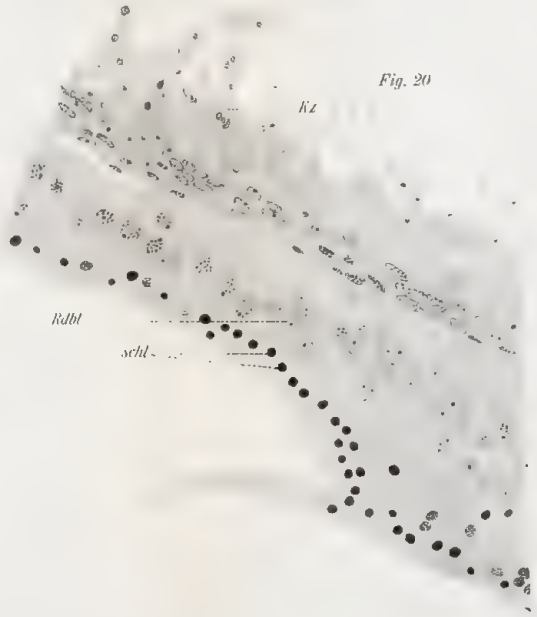



Fig. 21

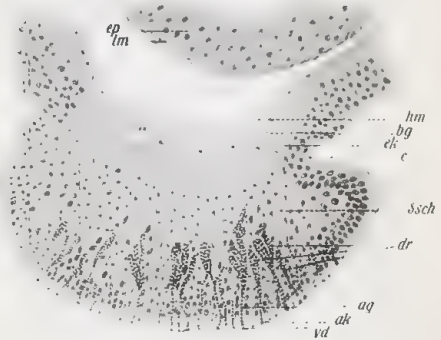
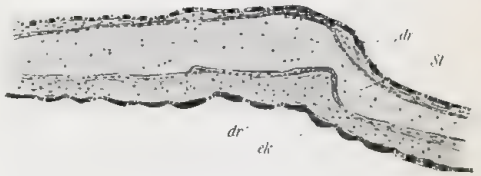
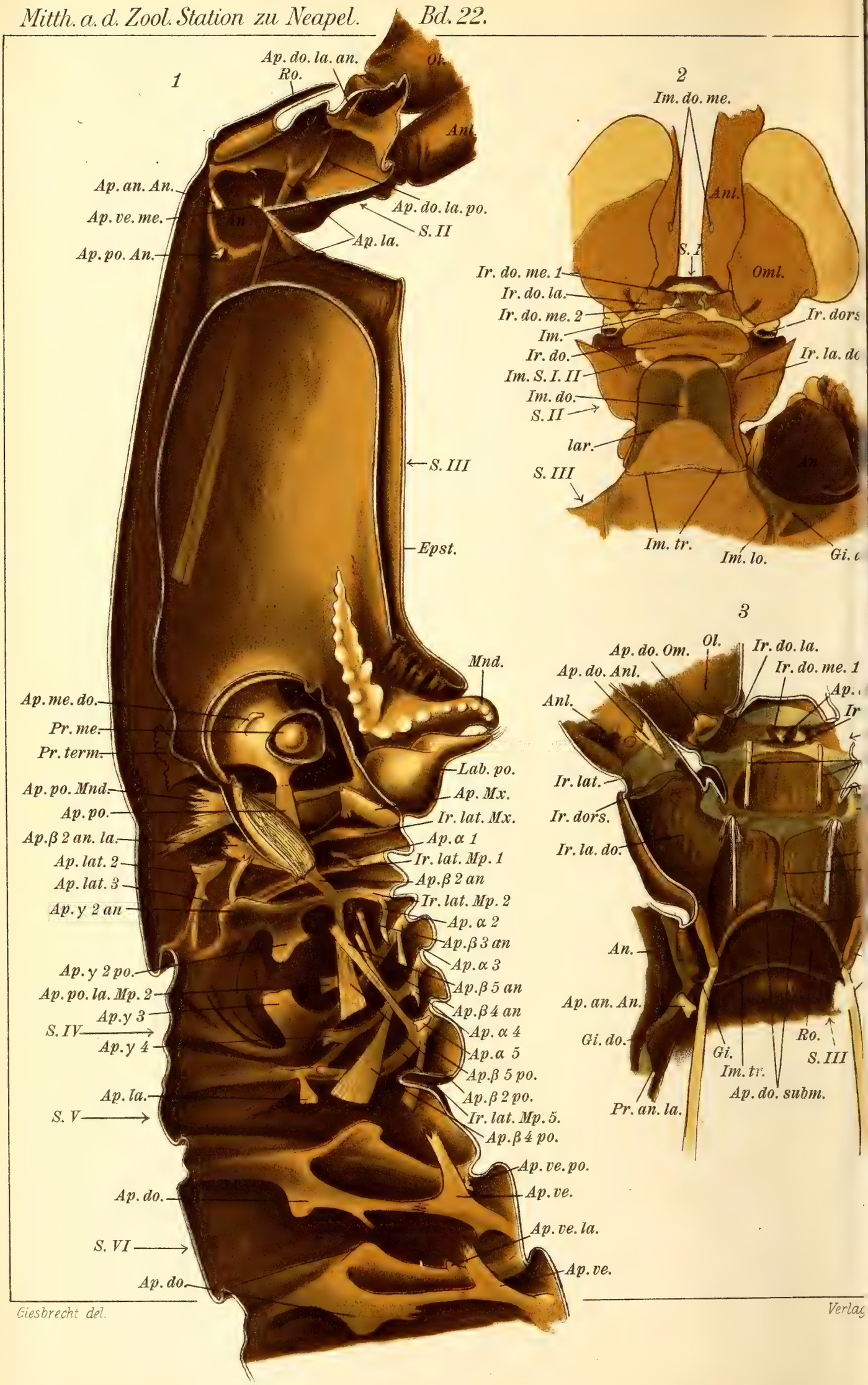



Fig. 22



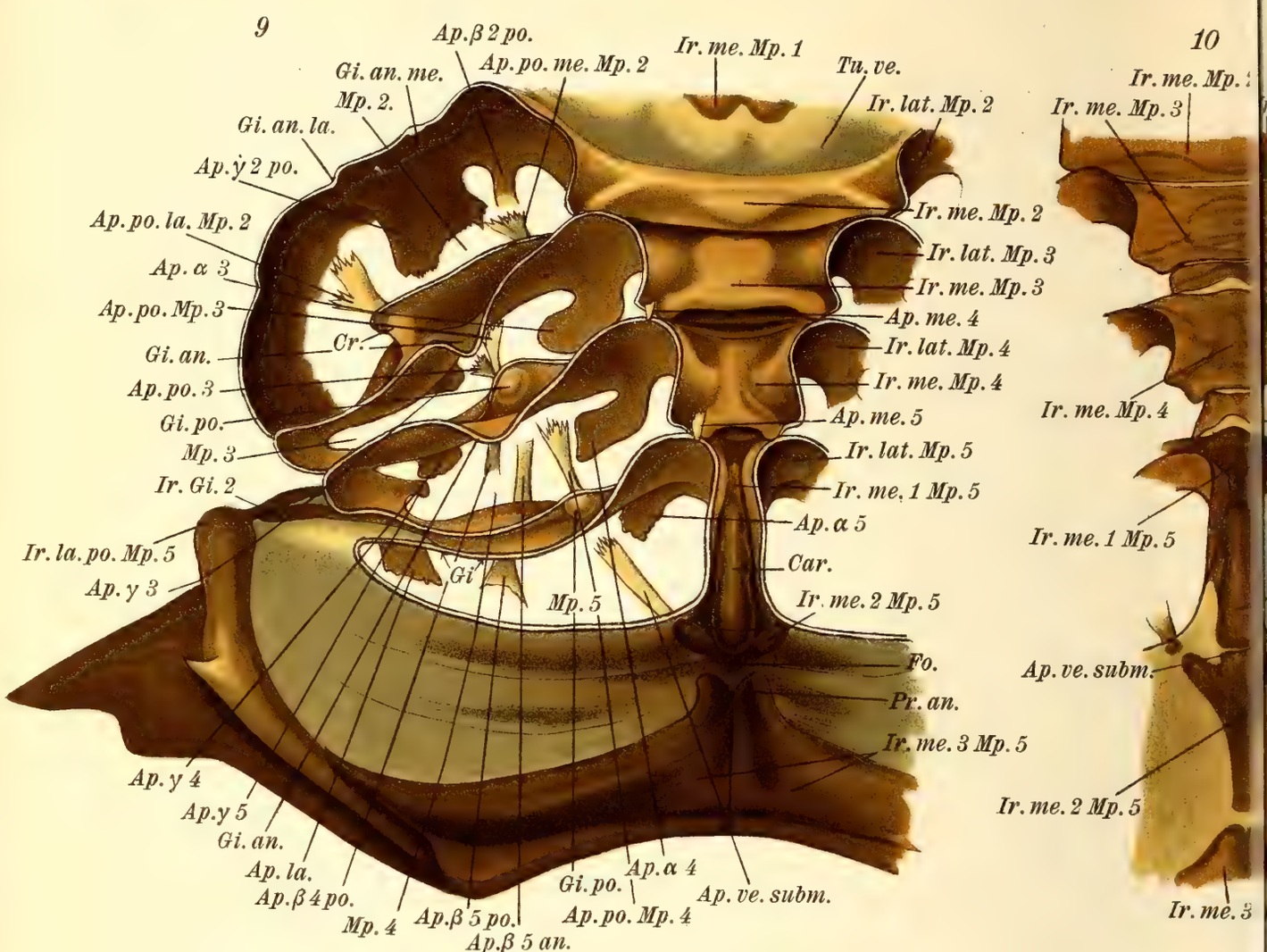


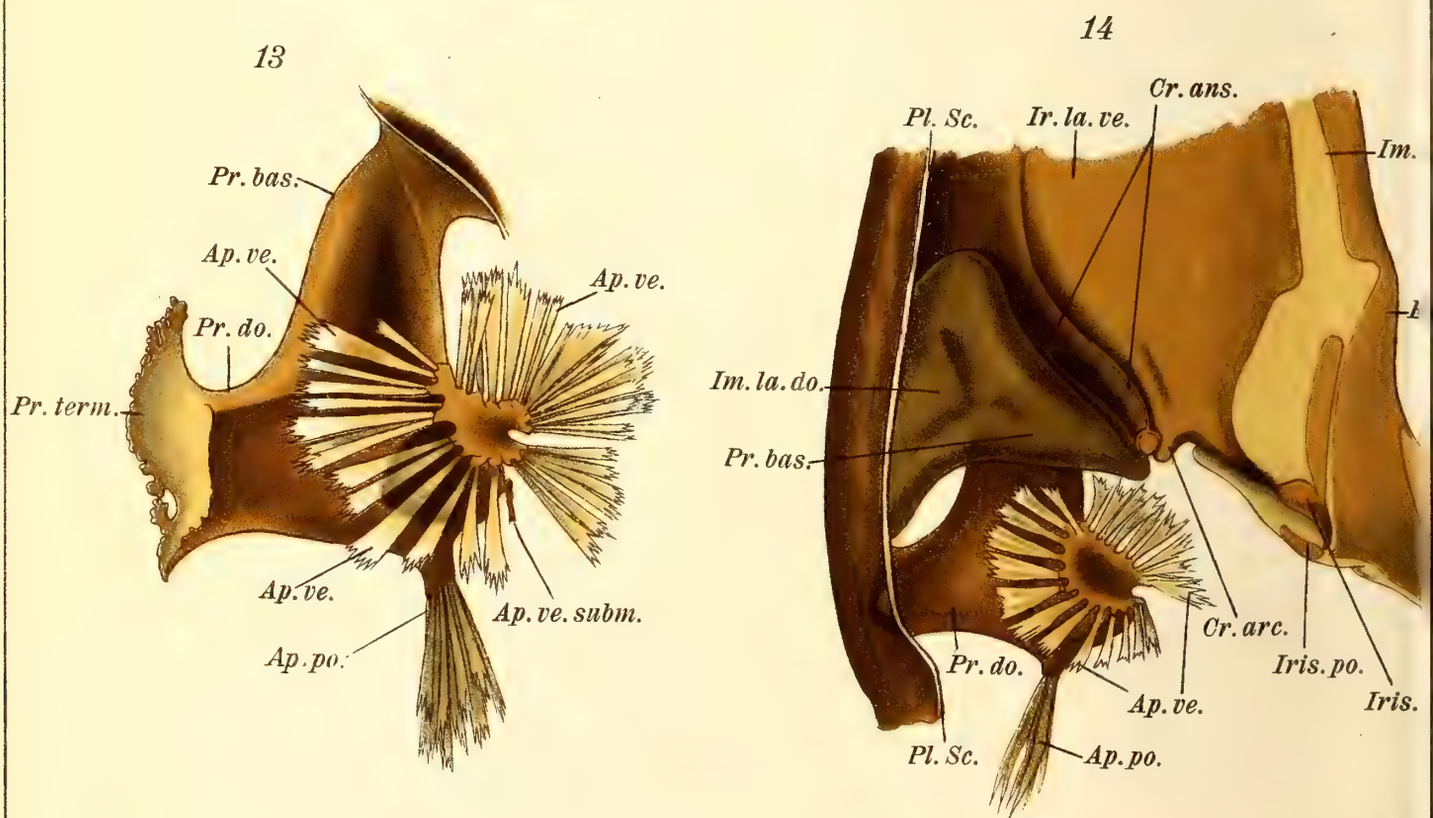

Giesbrecht del.

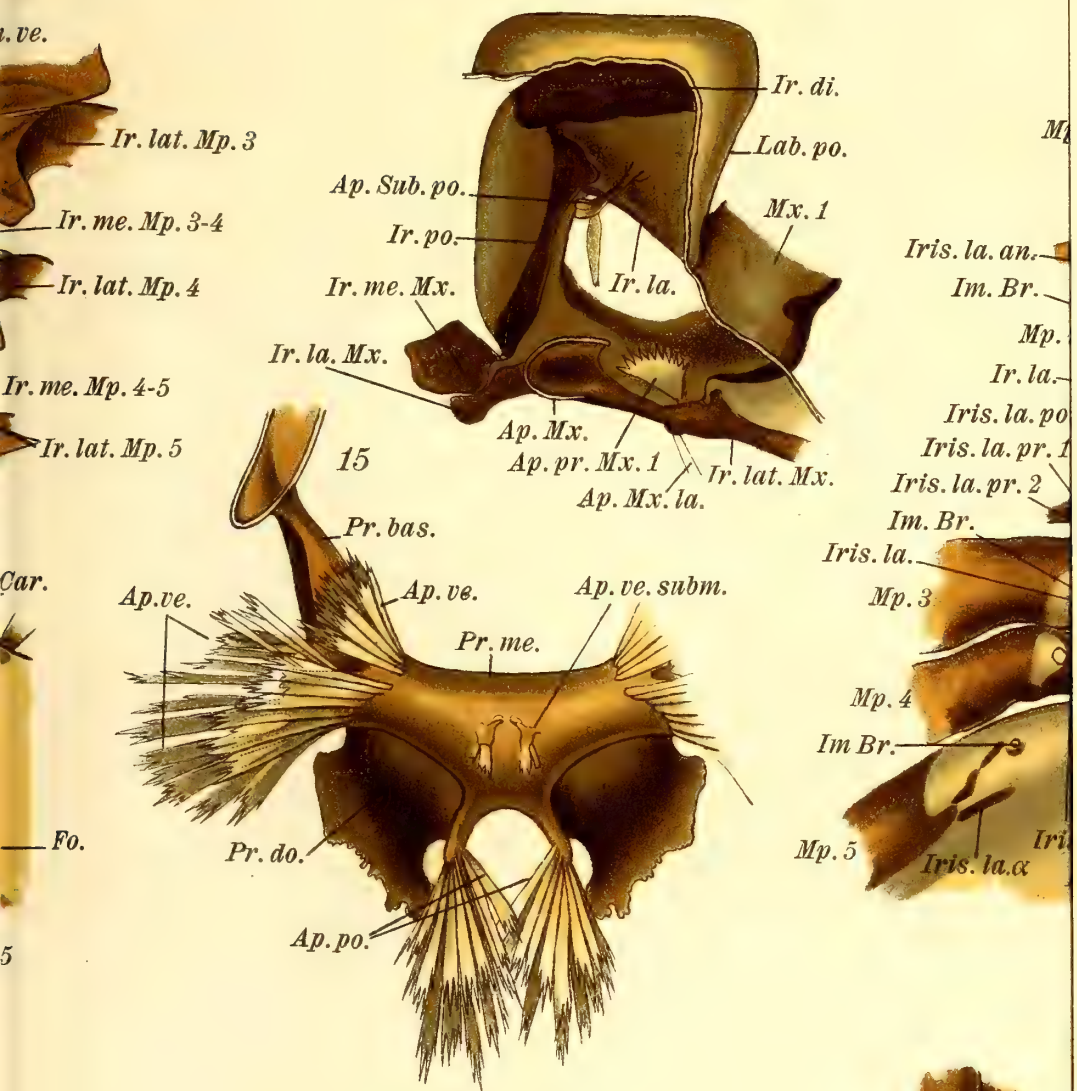
Verlag

R. Friedländer & Sohn, Berlin.

Riesbrech: del
Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin
Werner u. Winter, Frankfurt a/M.


9
Ap.β 2 po.
Ir. me. Mp. 1
Gi. an. me.
Ap. po. me. Mp. 2
Tu. ve.
Mp. 2.
Ir. lat. Mp. 2
Gi. an. la.
Ap. γ 2 po.
Ir. me. Mp. 2
Ap. po. la. Mp. 2
Ir. lat. Mp. 3
Ap. α 3
Ir. me. Mp. 3
Ap. po. Mp. 3
Ap. me. 4
Cr.
Gi. an.
Ir. lat. Mp. 4
Ap. po. 3
Ir. me. Mp. 4
Gi. po.
Ap. me. 5
Mp. 3
Ir. lat. Mp. 5
Ir. Gi. 2
Ir. me. 1 Mp. 5
Ap. α 5
Ir. la. po. Mp. 5
Car.
Gi
Ap. γ 3
Mp. 5
Ir. me. 2 Mp. 5
Fo.
Pr. an.
Ir. me. 3 Mp. 5
Ap. γ 4
Ap. γ 5
Gi. an.
Ap. la.
Ap. α 4
Ap. β 4 po.
Gi. po.
Ap. ve. subm.
Mp. 4
Ap. β 5 po.
Ap. po. Mp. 4
Ap. β 5 an.
10
Ir. me. Mp. 1
Ir. me. Mp. 3
Ir. me. Mp. 4
Ir. me. 1 Mp. 5
Ap. ve. subm.
Ir. me. 2 Mp. 5
Ir. me. 3

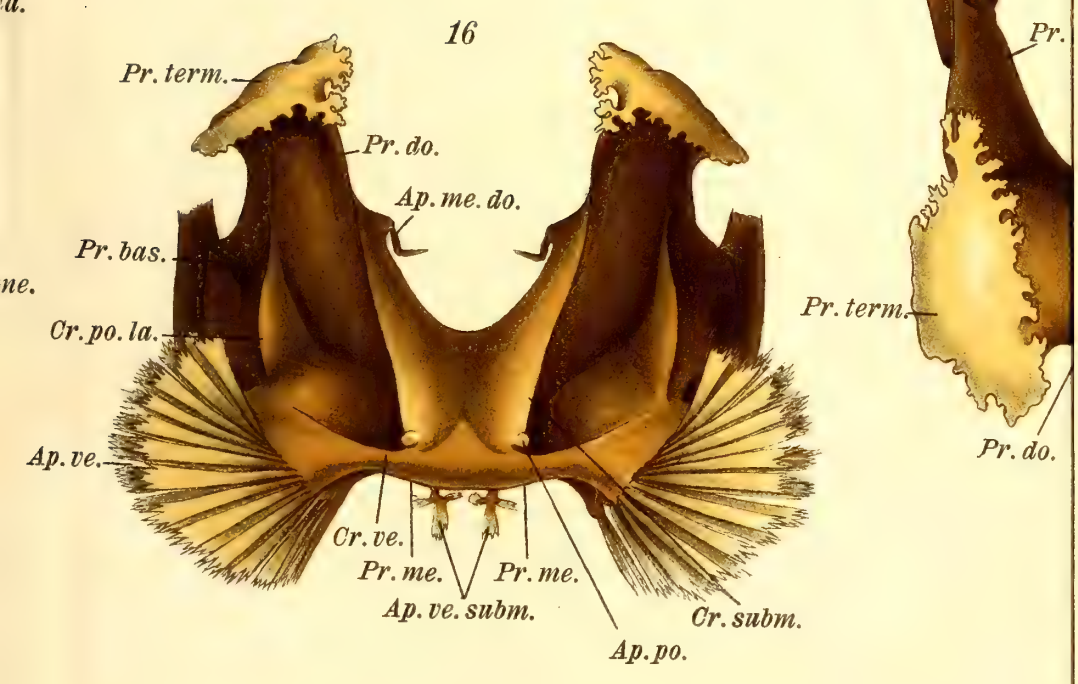

13
Pr. bas.
Ap. ve.
Ap. ve.
Pr. do.
Pr. term.
Ap. ve.
Ap. ve. subm.
Ap. po.
14
Cr. ans.
Pl. Sc.
Ir. la. ve.
Im.
Im. la. do.
Pr. bas.
Cr. arc.
Pr. do.
Iris. po.
Ap. ve.
Iris.
Pl. Sc.
Ap. po.

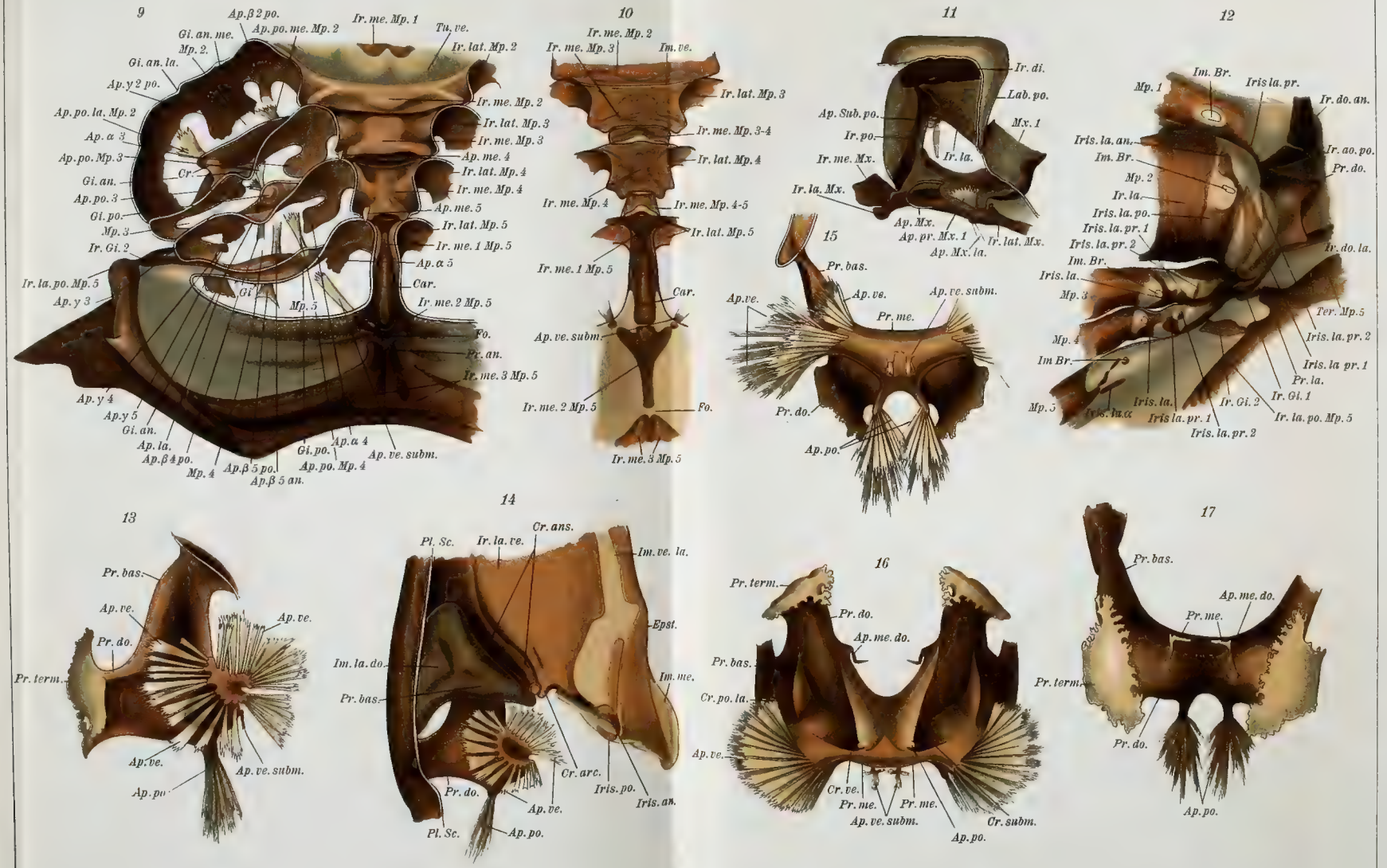

Ir. di.
Lab. po.
Ap. Sub. po.
Mx. 1
Ir. po.
Ir. la.
Ir. me. Mx.
Ir. la. Mx.
Ap. Mx.
Ap. pr. Mx. 1
Ir. lat. Mx.
Ap. Mx. la.
Ir. lat. Mp. 3
Ir. me. Mp. 3-4
Ir. lat. Mp. 4
Ir. me. Mp. 4-5
Ir. lat. Mp. 5
Iris. la. an.
Im. Br.
Ir. la.
Iris. la. po
Iris. la. pr. 1
Iris. la. pr. 2
Im. Br.
Iris. la.
Mp. 3
Mp. 4
Im Br.
Mp. 5
Iris. la.α

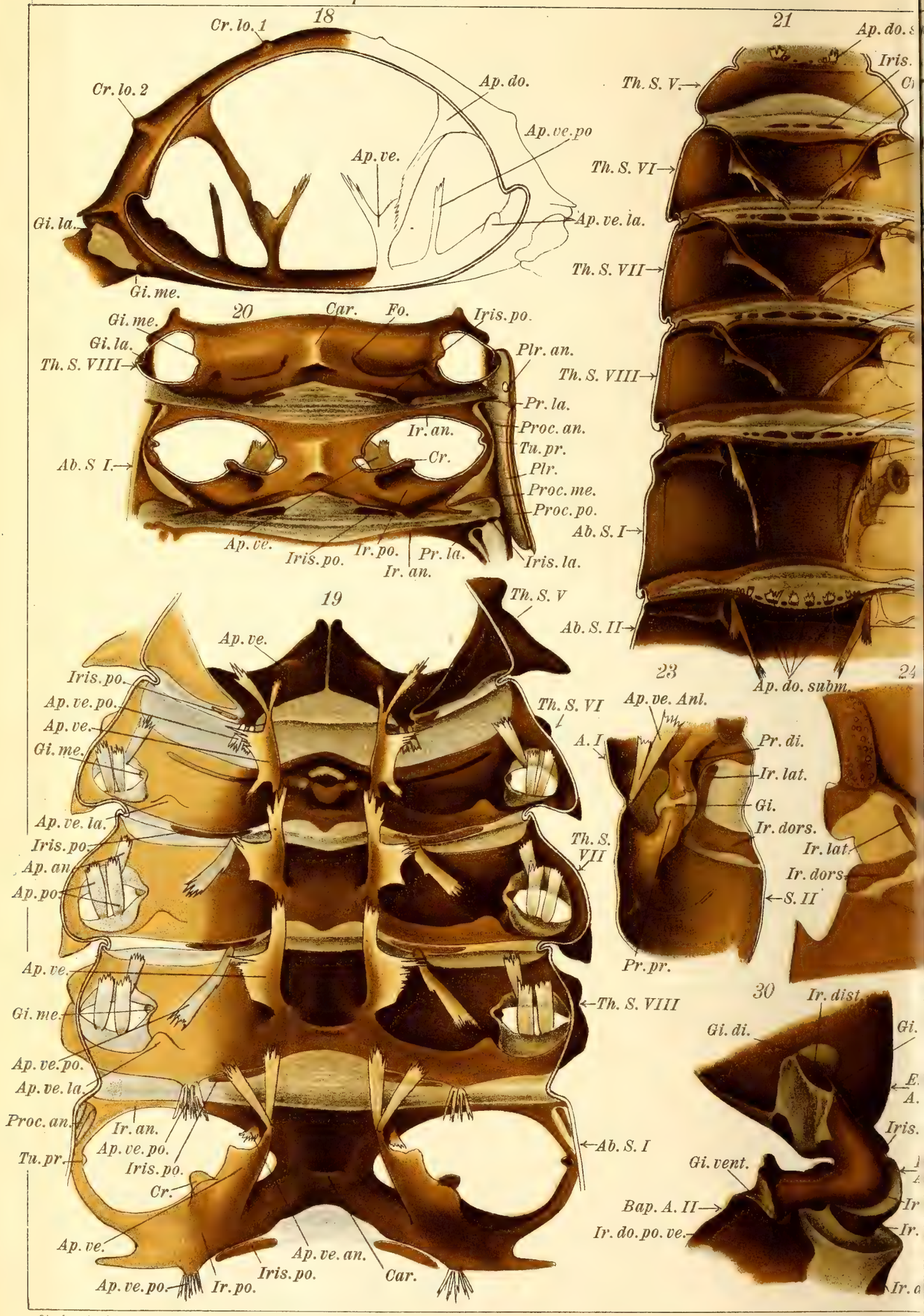
15


Pr. bas.
Ap. ve.
Ap. ve.
Ap. ve. subm.
Pr. me.
Pr. do.
Ap. po.

16

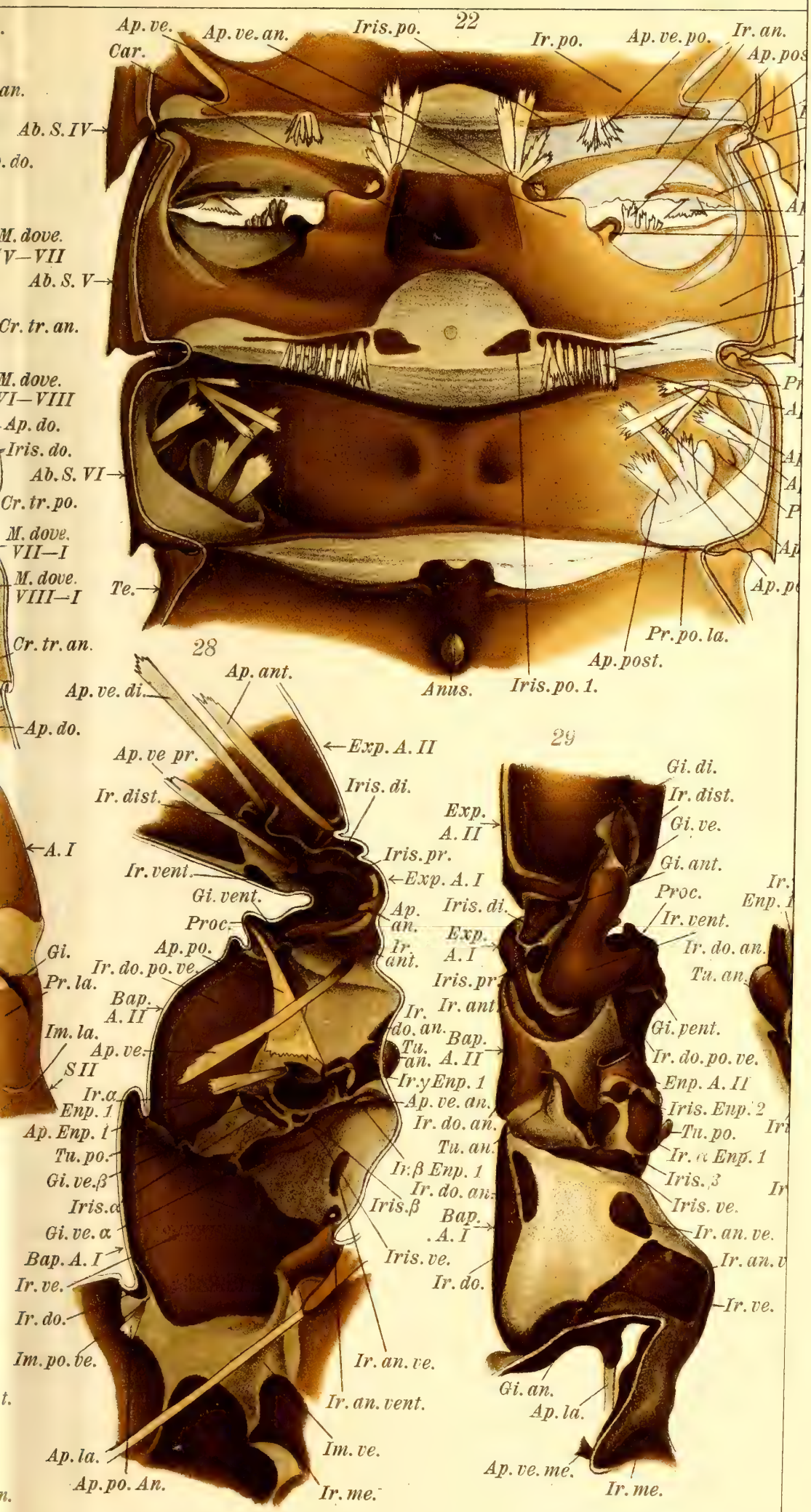

Pr. term.
Pr. do.
Ap. me. do.
Pr. bas.
Cr. po. la.
Ap. ve.
Cr. ve.
Pr. me.
Pr. me.
Ap. ve. subm.
Cr. subm.
Ap. po.
Pr.
Pr. term.
Pr. do.


9
Ap.β 2 po.
Ap. po. me. Mp. 2
Ir. me. Mp. 1
Tu. ve.
Gi. an. me. Mp. 2
Ir. lat. Mp. 2
Gi. an. la.
Ap. γ 2 po.
Ir. me. Mp. 2
Ap. po. la. Mp. 2
Ir. lat. Mp. 3
Ap. α 3
Ir. me. Mp. 3
Ap. po. Mp. 3
Ap. me. 4
Cr.
Ir. lat. Mp. 4
Gi. an.
Ir. me. Mp. 4
Ap. po. 3
Ap. me. 5
Gi. po.
Ir. lat. Mp. 5
Mp. 3
Ir. me. 1 Mp. 5
Ir. Gi. 2
Ap. α 5
Ir. la. po. Mp. 5
Car.
Gi.
Mp. 5
Ir. me. 2 Mp. 5
Ap. γ 3
Fo.
Pr. an.
Ir. me. 3 Mp. 5
Ap. γ 4
Ap. γ 5
Gi. an.
Ap. la.
Ap. β 4 po.
Mp. 4
Gi. po.
Ap. α 4
Ap. po. Mp. 4
Ap. ve. subm.
Ap. β 5 po.
Ap. β 5 an.
10
Ir. me. Mp. 2
Ir. me. Mp. 3
Im. ve.
Ir. lat. Mp. 3
Ir. me. Mp. 3-4
Ir. me. Mp. 4
Ir. lat. Mp. 4
Ir. me. Mp. 4-5
Ir. lat. Mp. 5
Ir. me. 1 Mp. 5
Car.
Ap. ve. subm.
Ir. me. 2 Mp. 5
Fo.
Ir. me. 3 Mp. 5
11
Ir. di.
Lab. po.
Ap. Sub. po.
Mx. 1
Ir. po.
Ir. la.
Ir. me. Mx.
Ir. la. Mx.
Ap. Mx.
Ap. pr. Mx. 1
Ir. lat. Mx.
Ap. Mx. la.
15
Pr. bas.
Ap. ve.
Ap. ve. subm.
Pr. me.
Ap. ve.
Pr. do.
Ap. po.
12
Im. Br.
Mp. 1
Iris la. pr.
Ir. do. an.
Iris. la. an.
Ir. ao. po.
Im. Br.
Pr. do.
Mp. 2
Ir. la.
Iris. la. po.
Iris. la. pr. 1
Iris. la. pr. 2
Ir. do. la.
Im. Br.
Iris. la.
Mp. 3
Ter. Mp. 5
Iris. la. pr. 2
Mp. 4
Iris la pr. 1
Im Br.
Pr. la.
Mp. 5
Iris. la.
Ir. Gi. 2
Ir. Gi. 1
Iris. la. pr. 1
Ir. la. po. Mp. 5
Iris. la. pr. 2
13
Pr. bas.
Ap. ve.
Ap. ve.
Pr. do.
Pr. term.
Ap. ve.
Ap. ve. subm.
Ap. po.
14
Cr. ans.
Pl. Sc.
Ir. la. ve.
Im. ve. la.
Epst.
Im. la. do.
Im. me.
Pr. bas.
Cr. arc.
Iris. po.
Iris. an.
Pr. do.
Ap. ve.
Pl. Sc.
Ap. po.
16
Pr. term.
Pr. do.
Ap. me. do.
Pr. bas.
Cr. po. la.
Ap. ve.
Cr. ve.
Pr. me.
Pr. me.
Ap. ve. subm.
Cr. subm.
Ap. po.
17
Pr. bas.
Ap. me. do.
Pr. me.
Pr. term.
Pr. do.
Ap. po.



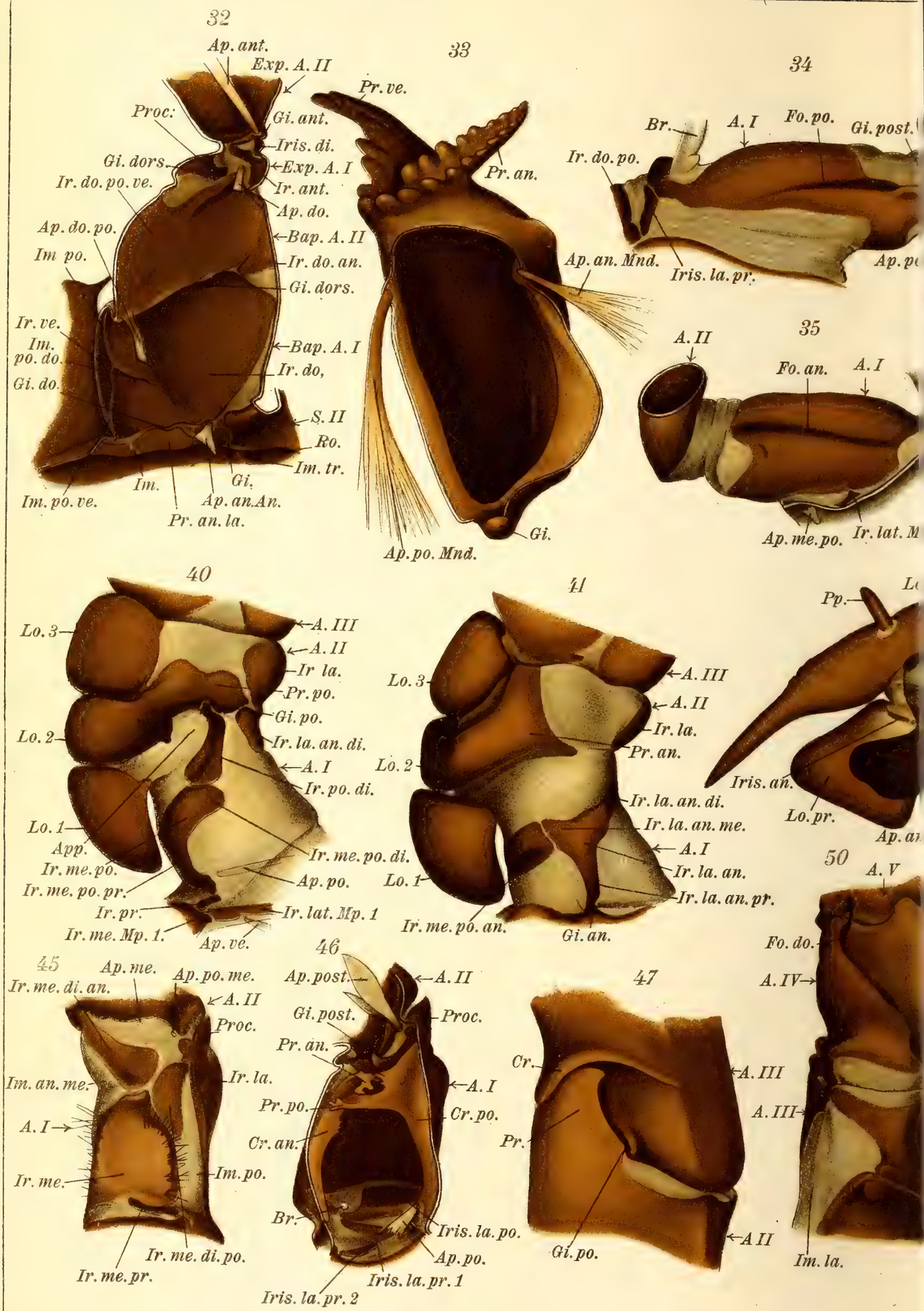

Giesbrecht del

Verlag




R. Friedländer & Sohn, Berlin.

Giesbrecht del
Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin.
Werner u. Winter Frankfurt a/M



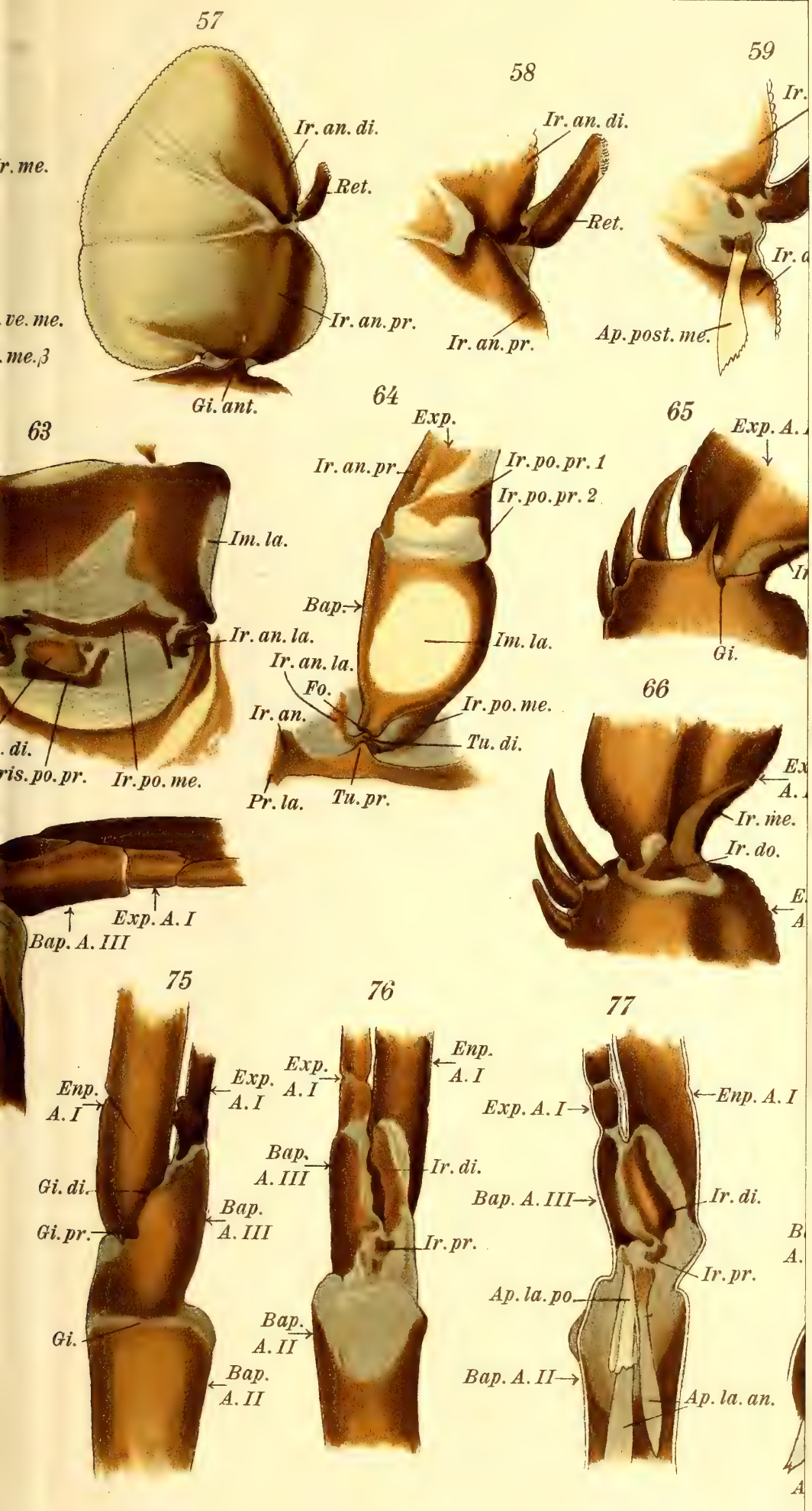

Giesbrecht del.

Verlag

2. Friedländer & Sohn, Berlin.

Giesbrecht del. Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin. Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

53
A. VI
Gi.
Gi.
Fo.
A. V
Cr.
Ap. ve.
54
Ap. ve.
A. VI
Gi.
Gi.
Tu.
Ir.
A. V
Cr.
55
Gi.
Tu.
Ap. do.
Fo.
Cr.
Ap. ve.
Ir.
56
A. IV
Gi.
A. III
Im. me.
Ap. do. me. α
61
Exp.
Enp.
Ap. po. di.
Pr. an. me.
Bap.
Im. la.
Ap po. la.
Ap. post.
Ir. an. la.
Ap. ve.
Cr.
Ir. po. me.
Iris. po. di.
Ap. po. pr.
Iris. po. pr.
62
Enp.
Exp.
Gi. an.
Gi. ant.
Im. la.
Bap.
Ap. ve. an.
Ir. an.
Ap. ant.
Ir. an. la.
Bap.
Pr. po. me.
Ir. po. me.
72
Bap. A. III
Enp. A. I
Gi.
Ir. di.
Bap. A. II
Bap. A. II
68
Ir. an. la. 3
Ir. an. me. 3
Ir. an. me. 2
Ir. an. la. 2
Ir. an. la. 1
Ir. an. me. 1
Ir. an. pr.
Br.
Gi. an.
Bap.
69
Enp. A. II
Gi. dist.
Ir. an. me.
Gi. prox.
Enp. A. I
70
Enp. A. II
Ir. an. me.
Pr.
Gi. prox.
Enp. A. I
71
Enp.
A. II
Ir. an. me.
Ir. post.
Pr.
Enp. A. I
74
Enp. A. I
Exp. A.
Gi. di.
Gi. pr.
Bap. A. I
Gi.
Bap. A.


57
Ir. an. di.
Ret.
Ir. an. pr.
Gi. ant.
58
Ir. an. di.
Ret.
Ir. an. pr.
59
Ap. post. me.
63
Im. la.
Ir. an. la.
Ir. po. me.
64
Exp.
Ir. an. pr.
Ir. po. pr. 1
Ir. po. pr. 2
Bap.
Im. la.
Ir. an. la.
Fo.
Ir. an.
Ir. po. me.
Tu. di.
Pr. la.
Tu. pr.
65
Gi.
66
Ir. me.
Ir. do.
Exp. A. I
Bap. A. III
75
Enp. A. I
Exp. A. I
Gi. di.
Bap. A. III
Gi. pr.
Gi.
Bap. A. II
76
Exp. A. I
Enp. A. I
Bap. A. III
Ir. di.
Ir. pr.
Bap. A. II
77
Exp. A. I
Enp. A. I
Bap. A. III
Ir. di.
Ir. pr.
Ap. la. po.
Bap. A. II
Ap. la. an.

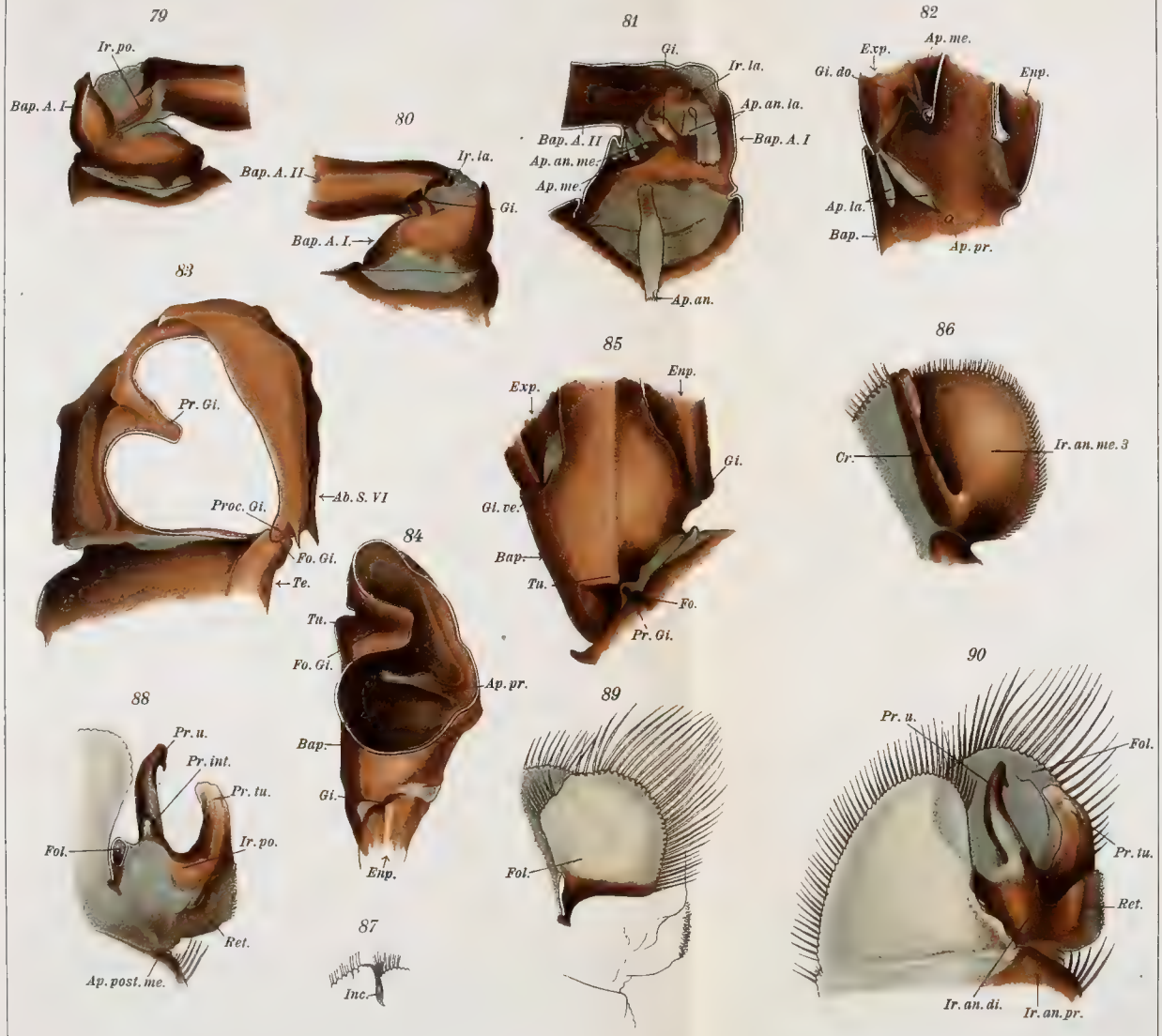
Giesbrecht del. Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin. Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

*Mitth. a*

*Bap. A. I–*

*Fol.–*

*Giesbrecht d*




Giesbrecht del. Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin. Werner u. Winter Frankfurt a/M.

Verlagsbuchhandlung **R. Friedländer & Sohn in Berlin NW 6, Karlstraße 11.**

# Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

1. **Ctenophoren,** von C. Chun. 1880. 313 Seiten mit 18 Tafeln. Vergriffen.
2. **Fierasfer,** per C. Emery. 1880. 76 pagine con 9 tavole. Vergriffen.
3. **Pantopoden,** von A. Dohrn. 1881. 252 Seiten mit 18 Tafeln. Vergriffen.
4. **Corallinenalgen,** von H. zu Solms-Laubach. 1881. 64 Seiten mit 3 Tafeln. Vergriffen.
5. **Chetognati,** per B. Grassi. 1883. 126 pagine con 13 tavole.
6. **Caprelliden,** von P. Mayer. 1882. 201 Seiten mit 10 Tafeln.
7. **Cystoseirae,** per R. Valiante. 1883. 30 pagine con 15 tavole.
8. **Bangiaceen,** von G. Berthold. 1882. 28 Seiten mit 1 Tafel.
9. **Attinie,** per A. Andres. Vol. I. 1884. 459 pagine con 13 tavole.
10. **Doliolum,** von B. Uljanin. 1884. 140 Seiten mit 12 Tafeln.
11. **Polycladen,** von A. Lang. 1884. 688 Seiten mit 39 Tafeln.
12. **Cryptonemiaceen,** von G. Berthold. 1884. 27 Seiten mit 8 Tafeln.
13. **Koloniebildende Radiolarien,** von K. Brandt. 1885. 276 Seiten mit 8 Tafeln.
14. **Polygordius,** par J. Fraipont. 1887. 125 pages avec 16 planches.
15. **Gorgoniden,** von G. von Koch. 1887. 99 Seiten mit 10 Tafeln.
16. **Capitelliden,** von H. Eisig. 1887. 906 Seiten mit 37 Tafeln.
17. **Caprelliden,** von P. Mayer. Nachtrag. 1890. 157 Seiten mit 7 Tafeln.
18. **Enteropneusten,** von J. W. Spengel. 1893. 756 Seiten mit 37 Tafeln.
19. **Pelagische Copepoden,** von W. Giesbrecht. 1892. 831 Seiten mit 54 Tafeln.
20. **Gammarini,** per A. Della Valle. 1893. 948 pagine con 61 tavole.
21. **Ostracoden,** von G. W. Müller. 1894. 399 Seiten mit 40 Tafeln.
22. **Nemertinen,** von O. Bürger. 1895. 743 Seiten mit 31 Tafeln.
23. **Cefalopodi,** per G. Jatta. 1896. 268 pagine con 31 tavole.
24. **Seesterne,** von H. Ludwig. 1897. 491 Seiten mit 12 Tafeln.
25. **Asterocheriden,** von W. Giesbrecht. 1899. 217 Seiten mit 11 Tafeln.
26. **Rhodomelaceen,** von P. Falkenberg. 1901. 754 Seiten mit 24 Tafeln.
27. **Mytiliden,** von Theodor List. 1902. 312 Seiten mit 22 Tafeln.
28. **Ichthyotomus sanguinarius,** von H. Eisig. 1906. 300 Seiten mit 10 Tafeln.
29. **Rhizocephala,** by G. Smith. 1906. 123 pages with 8 plates.
30. **Phoronis,** par M. de Selys-Longchamps. 1907. 280 pages avec 12 planches.
31. **Protodrilus,** per U. Pierantoni. 1908. 226 pagine con 11 tavole.
32. **Tricladen,** von J. Wilhelmi. 1909. 405 Seiten mit 16 Tafeln.
33. **Stomatopoden,** 1. Teil, von W. Giesbrecht. 1910. 250 Seiten mit 12 Figuren und 11 Tafeln.
34. **Echiuriden,** 1. Teil, von F. Baltzer. 1917. 234 Seiten mit 8 Figuren und 12 Tafeln.

Frühere Subskriptionen sind erloschen.
Preisangabe für die noch lieferbaren Monographien auf Anfrage.

# Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **1.** | 1878—79. | 592 | Seiten | mit | 18 | Tafeln | **13.** | 1898—99. | 773 | Seiten | mit | 13 | Tafeln |
| **2.** | 1880—81. | 530 | » | » | 20 | » | **14.** | 1900—01. | 629 | » | » | 18 | » |
| **3.** | 1881—82. | 602 | » | » | 26 | » | **15.** | 1902. | 683 | » | » | 30 | » |
| **4.** | 1883. | 522 | » | » | 40 | » | **16.** | 1903—04. | 588 | » | » | 22 | » |
| **5.** | 1884. | 580 | » | » | 32 | » | **17.** | 1904—06. | 528 | » | » | 33 | » |
| **6.** | 1885—86. | 756 | » | » | 33 | » | **18.** | 1906—08. | 650 | » | » | 26 | » |
| **7.** | 1886—87. | 748 | » | » | 27 | » | **19.** | 1908—10. | 761 | » | » | 19 | » |
| **8.** | 1888. | 662 | » | » | 25 | » | **20.** | 1910—13. | 715 | » | » | 26 | » |
| **9.** | 1889—91. | 676 | » | » | 25 | » | **21.** | 1913—16. | 432 | » | » | 14 | » |
| **10.** | 1891—93. | 680 | » | » | 40 | » | **22.** | 1914—21. | 542 | » | » | 20 | » |
| **11.** | 1893—95. | 694 | » | » | 24 | » | Bd. 10 und Bd. 20 enthalten die Autorenregister zu Bd. 1—10 und Bd. 11—20. | | | | | | |
| **12.** | 1895—97. | 772 | » | » | 34 | » | | | | | | | |

Preisangabe auf Anfrage.

# Zoologischer Jahresbericht.

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1879. | Preis | M. 32.— | 1882. | Preis | M. 32.— | 1885. | Preis | M. 36.— |
| 1880. | » | » 31.— | 1883. | » | » 34.— | 1886—1912. | Preis jedes Bandes (Jahrgangs) | M. 24.— |
| 1881. | » | » 31.— | 1884. | » | » 36.— | | | |

und Teuerungszuschlag.

Autoren- und Sachregister zu den Jahresberichten für 1886—1890, bearbeitet von P. Schiemenz und E. Schoebel . . . . . Preis M. 16.—
Autorenregister zu den Jahresberichten für 1891—1900, bearbeitet von E. Hentschel und E. Schoebel . . . . . Preis M. 12.—
Autorenregister zu den Jahresberichten für 1901—1910, bearbeitet von J. Gross und P. Mayer . . . . . Preis M. 16.—

} und Teuerungszuschlag.

Druck von Breikopf & Härtel in Leipzig.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01356 1105